

THESE

Présentée pour obtenir le titre de

DOCTEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES

Par

Jean-Claude GOVINDIN

**Les plantes de service : une alternative au travail
du sol dans les systèmes de culture d'ananas**

Soutenue publiquement le 26 juin 2014 devant le jury composé de :

Jacques CANEILL

Professeur AgroSup Dijon

Rapporteur

Jean ROGER-ESTRADE

Professeur AgroParisTech

Rapporteur

Gladys LORANGER- MERCIRIS

Maître de conférences UAG

Examineur

Marc DOREL

Chercheur CIRAD

Directeur de thèse

Avant-propos

Sur le point d'écrire ces remerciements, de nombreux visages se dessinent et me rappellent combien j'ai pu bénéficier d'aides et de soutiens au cours de ces années.

Quand j'ai annoncé mon souhait de conduire un travail de thèse à mes collègues du CIRAD, Marc DOREL s'est proposé pour me guider dans mon projet en tant que directeur de thèse. J'ai bénéficié de sa rigueur, de sa franchise, de ses encouragements et d'une disponibilité sans faille. Je le remercie pour son investissement et pour la confiance qu'il a su me témoigner.

Le remerciement suivant revient sans conteste à Jean ROGER-STRADE. Merci Jean pour ton implication, ta grande pédagogie, ta patience (éprouvée...) et pour la qualité de l'encadrement prodigué.

Gaëlle DAMOUR, Gladys LORANGER-MERCIRIS, Patrick FOURNIER et Matthieu CAROF ont bien voulu faire partie de mon comité de thèse et participer ainsi au suivi de mon travail. Je les en remercie. Merci à Gaëlle et à Patrick pour les lectures et conseils au cours de la rédaction. J'ai une pensée particulière pour Matthieu, son chaleureux accueil à Rennes et pour son aide sur les données d'infiltrométrie.

Vincent HALLAIRE et Yannick BENARD m'ont initié à l'analyse d'images et à l'imprégnation résine de blocs de sol non remanié. C'est un apport fondamental à mon travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements.

Bernard DOLE m'a aidé dans la réalisation de mes dispositifs sans compter ses heures ni même ses jours de repos. Merci Bernard.

Merci à Maryse THEOBALE, Kelly LAKHIA, Mylène RAMASSAMY, Christina RACEL, Dimitri RAMDAYA, Germain ONAPIN et à Paul MEYNARD pour leur aide.

Merci à Raoul FISHER pour son assistance sur les parcelles expérimentales.

Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aval de Jean-Michel RIZEDE, chef de l'unité de recherche Banane, Plantain et Ananas. Merci Jean-Michel pour ta confiance et pour les moyens que tu as su mobiliser et mettre à ma disposition.

Merci à François CÔTE et à Hubert MANICHON qui m'ont encouragé à initier ce cursus.

Je remercie Jacques CANEILL et Jean ROGER-ESTRADE qui m'ont fait l'honneur d'être les rapporteurs de ce travail, Gladys LORANGER-MERCIRIS et Marc DOREL qui se sont joints à eux dans le jury pour l'évaluation.

Merci à Isabelle pour son soutien et sa compréhension pendant ces années, et pour son aide apportée dans la phase de correction du document. Je n'aurais rien fait de tout cela sans toi à mes côtés.

Merci à mes parents pour leur soutien, en espérant qu'ils trouvent dans ce travail une certaine reconnaissance à leur investissement dans mon éducation.

Je dédie ce mémoire à mes enfants, Jonathan, Ganesha, Mélia et Parvati non pas pour qu'ils y trouvent la matérialisation du temps sacrifié à leur dépend, mais bien celui consacré à leur montrer un chemin...

Table des matières

Résumé	11
Abstract	12
Introduction générale et problématique	14
Chapitre 1 : Etude bibliographique sur les traits racinaires en relation avec les mécanismes et les processus de structuration du sol.	21
Introduction	21
1 Les traits d'effet relatifs au fonctionnement de la racine	24
1.1 Les traits d'effet directs	24
1.2 Les traits d'effet indirects	29
2 Les traits d'effet en relation avec l'architecture du système racinaire	31
2.1 Les typologies d'architecture	31
2.2 Les traits d'effet des systèmes pivotants et des systèmes fasciculés.	32
2.3 Les traits d'effet « annuel vs pérenne »	35
3 Les variations des traits en relation avec l'environnement	36
3.1 La diminution de l'élongation des racines	36
3.2 L'augmentation du diamètre des racines	37
3.3 L'émission de racines latérales	37
3.4 La modification du ratio parties aériennes/parties souterraines	38
3.5 Aspects relatifs aux espèces	40
4 Conclusion	40
Chapitre 2 : Comparaison et évaluation des traits d'effet et des traits de réponse de 9 espèces de plantes de service en situation de sol compacté et de sol ameubli.	43
Introduction	43
1 Matériel et méthode	47
1.1 Le site de l'étude	47

1.2	Le dispositif expérimental	47
1.3	La récolte des données	48
1.4	L'analyse et le traitement statistique des données	50
2	Résultats	52
2.1	Les propriétés chimiques et physiques du sol	52
2.2	Le poids des racines	53
2.3	Le volume des racines	53
2.4	Le diamètre moyen des racines	54
2.5	Les classes de distribution du diamètre des racines	55
2.6	La longueur racinaire spécifique (SRL)	56
2.7	La densité du tissu racinaire (RDT)	56
2.8	La densité de longueur racinaire (DRL)	57
2.9	Le nombre d'impacts racinaires	58
2.10	L'étendue de la zone de prospection racinaire	61
2.11	La distribution des racines au niveau des profils	62
2.12	Les corrélations relevées entre traits	63
3	Discussion	64
4	Conclusion	70
Chapitre 3 : Les traits racinaires du <i>Stylosanthes guianensis</i> et la structuration du sol.		73
Sous chapitre 3.1 : Effet sur la structure du sol d'un peuplement de <i>Stylosanthes guianensis</i> comparé à celui d'un peuplement de jachère spontanée.		73
Introduction		73
1	Matériel et méthode (essai SG vs Jachère)	74
1.1	Le site de l'étude	74
1.2	Le dispositif expérimental	74
1.3	Mesures et observations effectuées	75
1.4	L'analyse et le traitement statistique des données	78
2	Résultats	80

2.1	Les paramètres de la structure du sol	80
2.2	Les couverts végétaux	84
3	Discussion	89
Sous chapitre 3.2 : Les variations des traits racinaires de <i>Stylosanthes guianensis</i> en condition individuelle vs en condition de peuplement		93
1	Comparaisons des données des deux essais	93
1.1	Le système aérien de SG	93
1.2	Le poids, le volume et le diamètre des racines	93
1.3	Les classes de distribution du diamètre des racines	95
1.4	La SRL, la DRL et la RTD	96
1.5	Les impacts racinaires	96
1.6	L'étendue de la zone de prospection racinaire	97
1.7	La distribution des racines au niveau des profils	98
2	Discussion	99
Chapitre 4 : Evaluation de systèmes de culture d'ananas innovants reposant sur l'utilisation de <i>Stylosanthes guianensis</i>		102
Introduction		102
1	Matériel et méthode	103
1.1	Le site de l'étude	103
1.2	Le dispositif expérimental	105
1.3	Les observations et les mesures	107
1.4	L'analyse et le traitement statistique des données	112
2	Résultats	114
2.1	Les paramètres de la structure du sol	114
2.2	Les caractéristiques chimiques du sol	121
2.4	La macrofaune du sol	122
2.5	Le suivi des peuplements végétaux	122
3	Discussion	137

3.1	Les caractéristiques racinaires	137
3.2	La croissance et le développement végétatif de l'ananas	145
3.3	Le rendement et la qualité du fruit	149
3.4	Caractérisation de la structure du sol en fin de jachère et à la fin de la phase végétative	152
4	Conclusion	158
	Discussion générale et perspectives	161
	Références Bibliographiques	166
	Annexes	189

Index des tableaux

Tableau 1 : Traits d'effet liés au fonctionnement de la racine	31
Tableau 2 : comparaisons des traits entre système pivotant et système fasciculé	35
Tableau 3 : Types d'architecture racinaire et longueurs de cycles des espèces	50
Tableau 4 : Tests statiques utilisés	51
Tableau 5 : Caractéristiques chimiques du sol après traitements et avant plantation (horizon 0-10cm)	52
Tableau 6 : Classification morphologique des macropores	77
Tableau 7 : Types d'analyses statistiques utilisés pour tester l'effet des facteurs .	79
Tableau 8 : Valeurs moyennes de $\log_{10}K$ des différents traitements suivant le potentiel hydrique appliqué.	80
Tableau 9 : Valeurs moyennes de λm	81
Tableau 10 : Test des effets des traitements par niveau de profondeur sur les variables racinaires.	85
Tableau 11 : Test de comparaison de moyenne en fonction des profondeurs sur les variables racinaires	86
Tableau 12 : Effets des traitements sur la répartition proportionnelle des longueurs racinaires par classe de diamètre.	86
Tableau 13 : Répartition proportionnelle de la longueur des racines par classe de diamètre.	95
Tableau 14 : Les traits de morphologie et les données quantitatives des racines.	95
Tableau 15 : Valeurs moyennes journalières de la température de l'air et de l'humidité relative en fonction des stades phénologiques de la culture	104
Tableau 16 : Classification morphologique des macropores en fonction de leur taille	109
Tableau 17 : Variables et tests statistiques utilisés.	113
Tableau 18 : Valeurs moyennes de $\log_{10}K$ pour les potentiels hydriques considérés.	116
Tableau 19 : Caractéristiques chimiques du sol en mai 2012.	121
Tableau 20 : Plan de fertilisation des parcelles.	192

Index des figures

Figure 1 : Dispositif expérimental utilisé par Kolb et al.(2012), pour mesurer les effets d'une force radiale exercée sur une racine en croissance.	25
Figure 2 : Effets traitements sur le poids racinaire, le volume racinaire et le diamètre racinaire des espèces.	54
Figure 3: effets traitements sur la distribution des racines en classes de diamètre	55
Figure 4: Effet traitements sur la SRL, la RDT et la DRL pour les espèces et sur la DRL pour le groupe fonctionnel fasciculé/pivotant.	57
Figure 5 : Effet des traitements sur le nombre d'impacts racinaires relevés sur les profils horizontaux en fonction des espèces, et sur les profils verticaux en fonction de la profondeur.	59
Figure 6 : Effet des traitements sur la répartition des impacts sur les profils verticaux pour chaque espèce	60
Figure 7 : Effets des traitements sur la profondeur maximale d'enracinement et sur la distance maximale d'enracinement en fonction des espèces.	61
Figure 8 : Effets des traitements sur la proportion de surface unitaire d'observation sur les profils verticaux et horizontaux.	63
Figure 9 : Effets des traitements sur la proportion de surface unitaire d'observation sur les profils verticaux et horizontaux, ayant au moins un impact racinaire, en fonction des espèces et des groupes fonctionnels.	63
Figure 10 : Evolutions des valeurs moyennes de $\log_{10}K$.	80
Figure 11 : Evolution de (e), de l'état Initial au terme de l'essai pour les deux traitements (Jachère et SG).	82
Figure 12 : Proportion moyenne de la porosité par rapport à la surface totale, et distribution de la porosité en proportion de la porosité totale, en fonction de la taille et de la forme pour tous les traitements	83
Figure 13 : Effets traitement sur le nombre total d'impacts sur le profil horizontal	87
Figure 14 : Effets des traitements sur le nombre d'impacts, sur le profil vertical en fonction de la profondeur	88
Figure 15 : Poids racinaire (A), volume racinaire (B), diamètre racinaire moyen (C) et répartition par classe de diamètre des racines (D, E, F, G).	94
Figure 16 : Valeurs moyennes de la SRL, de la DRL et de la RTD en fonction des données des deux essais.	96

Figure 17 : Nombre total d'impacts sur le profil horizontal. _____	97
Figure 18 : Distribution avec la profondeur des impacts sur le profil vertical. _____	97
Figure 19 : Profondeurs maximales d'enracinement. _____	97
Figure 20 : Proportion de surface unitaire d'observation avec au moins un impact sur les profils horizontaux et verticaux. _____	98
Figure 21 : Evolution de (e) au niveau des trois traitements entre avril 2010 et mai 2012, pour les profondeurs allant de 0 à 15 cm, de 0 à 5 cm et de 5 à 15cm. _____	114
Figure 22 : Valeurs moyennes de K pour les potentiels hydriques considérés par traitement entre avril 2010 et mai 2012 et par date pour les différents traitements. _____	117
Figure 23 : Valeurs moyennes de λ_m pour les intervalles de potentiel hydriques considérés par traitement et entre traitement d'avril 2010 à mai 2012. _____	119
Figure 24 : Proportion moyenne de la porosité par rapport à la surface totale, et distribution de la porosité en proportion de la porosité totale, en fonction de la taille et de la forme pour tous les traitements, et de l'état initial de 2010. _____	120
Figure 25 : Evolution des densités (nombre d'individus par m ²) de vers de terre, de fourmis et de termites pour les traitements entre 2010 et 2012. _____	122
Figure 26 : Volume décennal des précipitations comparé à la période de culture et cumul des volumes de précipitations par semaine _____	104
Figure 27 : Chronologie des interventions majeures sur la parcelle de mai 2010 à juillet 2013 _____	106
Figure 28 : Graphiques montrant l'évolution du nombre total de feuilles émises, du nombre moyen de feuilles émises par jour et du poids des plants du deuxième au septième mois après la plantation. _____	123
Figure 29 : Graphiques représentant la moyenne du nombre plant présentant des racines au niveau des prélèvements de sol, le volume racinaire moyen des racines observées et le poids moyen des racines échantillonnées. _____	124
Figure 30 : Graphiques représentant les valeurs moyennes de DRL prenant en compte la totalité des échantillons, les valeurs moyennes de SRL et de RDT pour les racines observées comparant les traitements par mois. _____	125
Figure 31 : Graphiques représentant les valeurs moyennes des diamètres racinaires et de la proportion de racine au diamètre inférieur à 0.5mm. _____	126
Figure 32 : Variation avec la profondeur de l'indice des vides du sol suivant les traitements et par traitement suivant la profondeur _____	115
Figure 33 : Graphiques représentant les valeurs moyennes de DRL prenant en compte la totalité des échantillons, et les valeurs moyennes de SRL et de RDT pour les racines observées. _____	128
Figure 34 : Graphiques représentant les valeurs moyennes de diamètre des racines et la proportion de racines de diamètre supérieur à 0.5mm pour les racines observées. _____	129
Figure 35 : Nombre d'impacts racinaires relevé sur les profils, par profondeur en fonction du traitement et par traitement en fonction de la profondeur _____	130
Figure 36 : Taux d'exploration et DRL calculés à partir des relevés d'impacts sur les profils, par profondeur en fonction du traitement et par traitement en fonction de la profondeur _____	131
Figure 37 : Ecart moyen entre racines calculé à partir des relevés d'impacts sur les profils _____	131
Figure 38 : Valeurs des forces appliquées pour l'arrachage des plants en fonction des traitements. Celui de droite présente la distribution du poids des plants testés pour chaque traitement. _____	132
Figure 39 : Pourcentage moyen de matière sèche des plants et valeurs moyennes de teneur en potassium (K), azote (N) et phosphore (P), en % de la matière sèche, en fonction des traitements. _____	132
Figure 40 : Principales données sur les caractéristiques végétatives des plants et le poids des fruits à la récolte en fonction des traitements. _____	134
Figure 41 : Données sur les caractéristiques morphologiques des fruits et des pédoncules en fonction des traitements. _____	135
Figure 42 : Données qualitatives sur les fruits (teneur en sucres et acidité totale) _____	136

Résumé/Abstract

Résumé

Pour beaucoup de cultures, un sol non travaillé est une alternative de plus en plus crédible au travail intensif du sol, en particulier pour des raisons environnementales. Mais l'ananas (*Ananas comosus*) présente un enracinement fragile très sensible à la structure, ce qui motive souvent un travail important du sol avant plantation. L'alternative d'une plantation sans travail du sol ne va donc pas de soi. L'objet de cette thèse est de répondre à la question de la faisabilité d'une culture d'ananas sans travail du sol, en remplaçant ce dernier par une plante de service « décompactante » dont les traits racinaires seraient favorables à la (re)structuration d'un sol compact. Le travail de cette thèse a donc porté sur l'évaluation de plusieurs espèces candidates, puis sur l'étude, au champ, des effets sur le sol de la plus prometteuse (*Stylosanthes guianensis*). Enfin, dans le cadre d'un essai au champ comparant un système de culture innovant ananas sans travail du sol, on a étudié l'effet de la plante de service sur le fonctionnement de la culture de l'ananas.

Dans un premier essai, c'est le *Stylosanthes guianensis* qui, comparé à huit autres espèces (*Arachis pintoï*, *Brachiaria decumbens*, *Cajanus cajan*, *Crotalaria juncea*, *Cynodon dactylon*, *Eleusine coracana*, *Pueraria phaseoloides*, et le maïs), a montré les traits racinaires les plus favorables à la structuration d'un sol compact. Les valeurs supérieures du diamètre racinaire moyen et de la densité de longueur racinaire (DRL) caractérisent les principaux traits impliqués. Dans un deuxième essai, les mesures de conductivité hydraulique, d'indice des vides du sol et d'analyse d'images de blocs de sol imprégné sur la répartition surfacique des différents types de porosité ont montré que la culture du *Stylosanthes guianensis* avait augmenté l'indice des vides du sol et provoqué l'apparition d'une porosité fissurale de grande taille, contribuant ainsi à l'amélioration de la structure du sol.

Enfin, un troisième essai mettant en comparaison (i) un système de culture innovant où la culture d'ananas est implantée sans travail du sol après une culture de *S. guianensis* restructurante et (ii) un système conventionnel comportant un travail profond du sol (et pas de plante de service) a montré que le rendement en fruit est similaire dans les deux systèmes. Cet essai a permis de vérifier que l'enracinement de l'ananas en condition de sol non travaillé bénéficiait du précédent *S. guianensis*.

Mots clés : Ananas, travail du sol, plantes de service, traits racinaires, macroporosité, conductivité hydraulique, analyse d'images.

Abstract

For many crops, direct drilling is a well-tried alternative facing the damaging effects of intensive tillage, mainly for environmental causes. But, pineapple (*ananas comosus*), presents a fragile rooting system which is very sensitive to soil structure. This leads frequently to intensive soil tillage before planting. Direct drilling is not so evident. The aim of this thesis is to give an answer to the feasibility of a no till system for pineapple cultivation, by using a plant with favorable roots traits for compacted soil (re)structuration. This work consisted in evaluating several candidate species, followed by the study, on the field, of the effects the most promising on soil (*Stylosanthes guianensis*). Finally, through a field experiment, comparing an innovating no till pineapple cultivation system we studied the use effects of *Stylosanthes guianensis* on the pineapple crop functioning.

In a first experiment, *Stylosanthes guianensis* compared with eight other species (*Arachis pintoï*, *Brachiaria decumbens*, *Cajanus cajan*, *Crotalaria juncea*, *Cynodon dactylon*, *Eleusine coracana*, *Pueraria phaseoloides* and corn) showed better roots traits for structuring a compacted soil. Measures of average root diameter and root length density are the main implicated roots traits. In a second experiment, the measures of hydraulic conductivity, of the soil void ratio and the analysis of blocks of resin-impregnated soil on the surface distribution of the different type of porosity, all of this showed that *Stylosanthes guianensis* had increased the soil void ratio and had caused the creation of large-sized cracked porosity, thus contributing to the improvement of the soil structure.

Finally, a third experiment involving a comparison between (i) an innovating cultivation system where pineapple is growing in a no till soil after a structuring crop of *S. guianensis* and (ii) a conventional system with deep tillage (without structuring crop), showed similar fruit yield. This experiment showed evidence that the rooting of pineapple in no till soil benefited from the previous *Stylosanthes*.

Key words: Pineapple; soil tillage; roots traits; macro porosity; hydraulic conductivity; picture analysis.

Introduction générale et problématique

Introduction générale et problématique

Dans un contexte de croissance de la population mondiale et de pressions sur les ressources disponibles, la production agricole tant en termes quantitatifs que qualitatifs est au cœur des préoccupations économiques, sociales et environnementales.

Certes, l'augmentation de la productivité des systèmes de production agricole a permis de faire face à la demande sans cesse croissante des populations pour les produits agroalimentaires au cours des dernières décennies. A titre d'exemple, entre 1961 et 2007, la production globale de céréales est passée de 877 millions de tonnes à 2 351 millions de tonnes (Alston, Beddow et al.), soit un gain de 32 millions de tonnes par an. L'utilisation de variétés à haut rendement, de pesticides, de fertilisants chimiques, d'irrigation et de la mécanisation ont été ainsi à la base de l'augmentation de la productivité. Cependant, cette évolution s'est produite au détriment de l'environnement : modification du cycle du carbone avec des impacts sur le climat (Houghton, Hackler et al. 2001), altération de la ressource en eau (Matson, Parton et al. 1997; Bennett, Carpenter et al. 2001; Kalnay and Cai 2003; Green, Vörösmarty et al. 2004), diminution de la biodiversité (Pimm and Raven 2000) et dégradation des sols (Wood, Sebastian et al. 2000)...Leurs effets sur l'environnement rendent ces systèmes de plus en plus vulnérables et montrent qu'ils ne sont pas viables sur le long terme (Matson, Parton et al. 1997).

Or, sauf à proposer des systèmes de production alternatifs, cette tendance est appelée à s'accroître en lien avec l'augmentation de la population mondiale. Selon la FAO, la production globale de produits alimentaires doit croître de 70% d'ici 2050 pour répondre aux besoins des populations, ce qui représente un gain de croissance supplémentaire de 38% par an, comparé aux 40 dernières années (Tester and Langridge 2010). L'augmentation de la productivité des systèmes de culture doit donc se poursuivre et même s'intensifier, au risque de ne pouvoir plus répondre à la demande primaire des populations. Des systèmes de culture innovants qui préservent les services de l'environnement doivent donc être proposés pour se substituer aux systèmes actuels.

Le travail du sol est l'une des principales composantes des systèmes de culture intensive. Entre autres objectifs, il permet de créer une structure propice (Schmidt and Belford 1994) en vue de favoriser l'enracinement et assurer ainsi un bon ancrage, une bonne alimentation en eau et en nutriments des cultures en palliant aux difficultés liées au tassement des sols qui entraînent une diminution de l'espace des vides entre les éléments du sol et une augmentation de la densité apparente (Alaoui, Lipiec et al. 1987).

L'état de compacité du sol, qui traduit sa porosité et sa résistance à la pénétration, résulte des contraintes mécaniques qu'il a subies. Il peut s'agir de pressions exercées par des véhicules (Taghavifar and Mardani 2014), par des outils de travail du sol (Czyz 2004) ou par le bétail (Fidalski, Tormena et al. 2008). Il peut s'agir également de l'action de l'eau amenée

par les pluies ou par l'irrigation sur la surface (Llovet, Josa et al. 2008) ou en profondeur (Sacco, Cremon et al. 2012). Cette dégradation de la structure du sol, quelle qu'en soit la cause, se traduit par une diminution de la porosité structurale, une augmentation de la masse volumique et une augmentation de la résistance mécanique (Waisel, Eshel et al. 2002; Lipiec and Hatano 2003).

Une faible porosité est une contrainte majeure à l'enracinement et au fonctionnement des racines (Saqib, Akhtar et al. 2004). Elle joue aussi sur la répartition et la circulation des fluides tels que l'air et l'eau dans le sol. Elle conditionne ainsi la disponibilité de ces éléments pour la plante et pour les constituants de la flore et de la faune.

Dans le sol, on distingue deux grandes classes de pores (Koliji, Laloui et al. 2006) : les pores texturaux très fins, qui résultent des espaces entre les particules élémentaires d'argile, de limon, de sable et de matière organique, et les pores structuraux ou macropores, de plus grande taille (Pierret, Doussan et al. 2007), issus de l'activité biologique et de mécanismes physiques comme les mouvements de dilatation de sols argileux au cours des alternances de dessiccation-humectation (Bengough, Croser et al. 1997; Lipiec and Hatano 2003) et/ou du travail mécanique.

Les pores structuraux forment un réseau plus ou moins continu et interconnecté (Waisel, Eshel et al. 2002; Lipiec and Hatano 2003). En milieu compacté, la présence de ces pores est limitée (Lipiec, Arvidsson et al. 2003; Lipiec and Hatano 2003). Or, ceux-ci jouent un rôle primordial dans le fonctionnement du système sol-plante et sur la répartition des racines (Lesturgez, Poss et al. 2004). Ils assurent les transferts d'eau/air et le stockage de l'eau utilisable par les plantes (Waisel, Eshel et al. 2002).

Au-delà du seul aspect quantitatif (importance du volume des pores), la fonctionnalité de la porosité est aussi à prendre en considération. La distribution des diamètres et la connectivité entre les pores sont des éléments déterminants de cette fonctionnalité. Ainsi, en conditions contrôlées, des pores aux diamètres intermédiaires se sont révélés plus aptes à l'exploitation racinaire pour l'alimentation hydrique de l'orge, à l'inverse des pores plus larges ou plus étroits (Stirzaker, Passioura et al. 1996). De même, des macropores non connectés ne sont pas favorables à l'enracinement (Goss, Ehlers et al. 1984). De plus, il s'avère que la fonctionnalité des pores, toujours en lien avec une gamme de diamètre déterminée, peut être liée à la présence d'enzymes comme l'uréase (Pagliai and De Nobile 1993). Les porosités d'origine biologique sont plus fonctionnelles que celles créées par le travail mécanique du sol (Yunusa and Newton 2003). La rigidité porale est aussi à prendre en considération. Une faible rigidité présente une résistance faible et est donc plus favorable à la croissance racinaire (Kar and Ghildyal 1975). Ainsi, la présence de pores rigides conviendrait seulement aux racines de taille égale ou inférieure à celle des pores.

Différents travaux ont montré que l'orientation de la porosité est un facteur déterminant pour la colonisation par des racines nouvelles. Elle est liée aux caractéristiques de la distribution des racines de ou des espèces précédentes. Ainsi, Sasal et Andriulo (2006), dans une expérimentation, attribuent au soja une stratification horizontale des pores

observés. Selon Oyanagi (1993), l'angle de croissance des racines est essentiellement sous déterminisme génétique, incluant cependant un lien avec l'environnement. Une expérimentation menée par Hirth (2005), sur l'enracinement de *Lolium perenne* L. en condition artificielle, montre une plus grande affinité des racines pour les pores obliques (40°) en comparaison des pores verticaux (90°) quand la compaction augmente.

Selon Cook (1996), la pénétration d'une zone compacte par une racine est influencée par l'angle d'attaque de la racine et par les caractéristiques de la zone en avant de celle-ci; si la racine provient d'une zone sans résistance elle va être détournée alors que si la zone en avant présente une résistance moyenne, elle la pénètre selon son angle d'incidence.

De plus, la taille et la structure des pores conditionnent l'enracinement des espèces suivantes. Des expérimentations ont ainsi révélé que les racines seraient incapables de diminuer leur diamètre pour pénétrer un pore plus petit (Wiersum 1957; Goss 1977). Une expérimentation conduite par Rasse (1998), avec un assolement luzerne-maïs, montre que les racines du maïs recolonisent préférentiellement le système poreux laissé par la luzerne. La taille de la coiffe racinaire et celle de la stèle seraient les principaux obstacles à une diminution adaptative du diamètre de la racine (De Rybel, Audenaert et al. 2012).

Cette description de la macroporosité et de ses caractéristiques qualitatives révèle la complexité de la structuration fonctionnelle d'un sol en relation avec les exigences des racines pour un bon développement. Même si le travail du sol permet effectivement une diminution de la compaction favorable à l'enracinement, la structuration qu'il instaure n'offre pas toutes les caractéristiques mentionnées ci-dessus. Cela explique en partie que ses effets soient limités dans le temps (Hall, McKenzie et al. 1994); d'où la nécessité de répéter fréquemment le travail du sol, ce qui rend cette opération coûteuse en capital, en énergie fossile et en temps. Ces éléments, ajoutés à ses effets sur le sol et l'environnement comme l'érosion (Ketcheson 1980; Pimentel and Kounang 1998), la perte de biodiversité (Lavelle, Gilot et al. 1994; Matson, Parton et al. 1997), la perte en matière organique (Paul, Paustian et al. 1996) et la dégradation des ressources en eau (Crosson 1995) nécessitent la recherche de solutions alternatives.

En relation avec un système racinaire présenté comme fragile et très sensible à la structure du sol (Py, Lacoëuilhe et al. 1991), les systèmes intensifs de culture de l'ananas présentent des conditions de travail et d'aménagement du sol qui sont potentiellement fortement dommageables. Un travail poussé et la confection de billons, aboutissant à une structure très aérée du sol, sont pratiqués pour favoriser l'enracinement rendant ces systèmes très sensibles aux pluies érosives (Khamsouk and Roose 2003). Les dispositifs en billons, en concentrant les eaux de pluie, amplifient les phénomènes de ruissellement et d'érosion (Khamsouk 2001). L'utilisation d'un paillage plastique pour lutter contre l'enherbement est un facteur qui accroît les risques d'érosion en favorisant le ruissellement (Wan 1999), mais aussi, les risques de pollution dus aux substances herbicides et insecticides utilisées par concentration dans les inter rangs (Rice, Harman-Fetcho et al. 2007; Alavi, Sanda et al. 2008; Dusek, Ray et al. 2010).

La culture de l'ananas représente plus de 900 000 ha de surface récoltée (Weihong and Xiaoling 2008) soit plus de deux fois cette valeur en surface plantée (durée du cycle moyen de la plantation à la récolte des rejets de 24 mois). En terme de volume, la production d'ananas, avec 19 millions de tonnes (FAO 2012), est la troisième plus importante production de fruit tropical après la banane et les agrumes (Baruwa 2013).

Les effets des pratiques sur le sol et l'environnement, ajoutés à l'importance de la production en termes de surface et de volume, désignent de manière prioritaire la culture d'ananas pour la recherche et la mise en œuvre de solutions alternatives au travail du sol.

C'est dans ce cadre de recherche de systèmes de culture alternatifs minimisant le recours au travail du sol que s'inscrit cette thèse.

Parmi ces systèmes de culture, le semis direct, en excluant tout travail du sol (sauf celui des éléments semeurs) et en préservant un minimum de couverture avec au moins 30% de couverture du sol par du mulch (Triplett and Dick 2008), présente une alternative solide (Hobbs, Sayre et al. 2008). Mais son succès repose aussi beaucoup sur la possibilité de tirer parti des effets positifs de la culture précédente sur le sol. L'utilisation d'espèces en rotation sans travail du sol est connue pour présenter de nombreux avantages (Kumar and Goh 1999; Hartwig and Ammon 2002), par ses effets sur les caractéristiques chimiques (Rinnofner, Friedel et al. 2008), biologiques (Isik, Kaya et al. 2009) et physiques (Zibilske and Makus 2009) du sol. Il améliore la santé du sol (Karlen, Ditzler et al. 2003) par l'augmentation de sa teneur en matière organique (Arshad, Schnitzer et al. 1990; Havlin, Kissel et al. 1990; Six, Feller et al. 2002; Malhi, Nyborg et al. 2011). Il permet de lutter contre l'érosion hydrique et éolienne (Van Doren and Allmaras 1978; Unger and Vigil 1998), améliore l'infiltration de l'eau et diminue sa perte par évaporation (Bissett and Oleary 1996; Unger and Vigil 1998). Le statut minéral du sol en surface est aussi amélioré par l'instauration de conditions plus favorables à l'activité biologique (Hatfield and Prueger 1996; Roldán, Caravaca et al. 2003) et le recyclage des minéraux (Weinert, Pan et al. 2002).

Par ailleurs, de nombreux résultats expérimentaux montrent que, en associant le semis direct à une rotation de culture ou à la pratique de jachères améliorantes, on pouvait obtenir de meilleurs rendements qu'en monoculture avec travail du sol : multiplication de 1.5 à 3 pour le coton en rotation avec *Paspalum notatum* (Elkins 1985; Katsvairo, Wright et al. 2007), augmentation de 47%, 77% et 131% respectivement pour l'avoine, le sorgo et le maïs après trois ans de culture de *Pueraria thumbergiana* (Sturkie and Grimes 1939), gain de 100 kg/ha pour le blé après *Lupinus angustifolius* (Henderson 1989), et doublement pour la laitue après le trèfle (Stirzaker and White 1995).

Les processus impliqués dans ces améliorations ne sont pas clairement identifiés. L'hypothèse d'une diminution de la sensibilité des racines aux maladies a été émise par Cresswell et Kirkegaard (1995), pour expliquer un meilleur rendement du blé après *Brassica napus*. Henderson (1989) les rejoint en ajoutant un effet nutrition azotée pour le blé après le lupin.

Mais pour Elkins (1985), ces effets favorables seraient dus aux racines des plantes précédentes de la culture qui, de par leur croissance, créent de la porosité dans le sol. Ce processus qualifié de « biodrilling » (Cresswell and Kirkegaard 1995), favoriserait la croissance et le fonctionnement des racines de la culture suivante (Ehlers, Köpke et al. 1983; Silva and Rosolem 2001). D'autres observations vont dans ce sens. En condition de laboratoire (rhizotron), le maïs montre un enracinement plus profond en rotation avec la luzerne qu'en monocultures successives (Rasse and Smucker 1998) et, les racines du soja empruntent les biopores laissés par les racines du colza pour croître à travers une semelle de labour (Williams and Weil 2004).

Mais, toutes les espèces cultivées ne sont pas forcément adaptées aux systèmes de cultures sans travail du sol comme celui du semis direct. En effet, la possibilité d'utiliser un semoir se limite aux espèces pour lesquelles des graines sont utilisées comme matériel de plantation, donc principalement aux céréales. La culture d'espèces utilisant des semences végétatives (rejets) n'est pas envisageable dans ces conditions : c'est le cas de l'ananas. D'autant plus que l'utilisation de ce type de matériel de plantation encourage l'ameublissement poussé du sol pour faciliter les opérations de plantation.

Les espèces utilisées en rotation dans le cadre du semis direct n'ont jamais été évaluées quant à leur aptitude à modifier la structure du sol pour une plantation non mécanisée.

L'objectif de la thèse a été de répondre à la question suivante :

Peut-on s'affranchir du travail du sol (ou du moins le réduire) en implantant en interculture une plante permettant de régénérer la structure du sol ?

Pour répondre à cette question nous avons émis les hypothèses suivantes :

Hypothèse 1 : Il existe des traits racinaires chez certaines espèces qui peuvent leur permettre de régénérer la structure du sol.

Hypothèse 2 : L'observation comparative à l'échelle de l'individu du comportement d'enracinement de plusieurs espèces en sol ameubli et en sol compacté permet de discerner des aptitudes différentes pour pénétrer un sol compacté. Cela se traduit par l'expression de traits favorables qui, une fois identifiés, peuvent permettre leur sélection comme espèces décompactantes.

Hypothèse 3 : La valeur de ces traits racinaires, observée à l'échelle de la plante individuelle, permet de prévoir les effets sur la structure du sol à l'échelle du peuplement végétal et de sélectionner des espèces végétales plus performantes que celles composant une jachère spontanée.

Hypothèse 4 : Les effets de la structuration du sol par les racines d'une espèce décompactante sont favorables à l'enracinement de la culture suivante, assurant des conditions permettant la pleine expression de son potentiel de production.

Pour tester ces hypothèses, nous avons adopté la démarche suivante :

Etape 1 : Etude bibliographique pour identifier les traits racinaires susceptibles de régénérer la structure d'un sol compact.

Etape 2 : Recherche d'une plante capable d'améliorer la structure du sol sur la base de traits d'effet (sur l'état physique du sol) et de traits de réponse (à l'état physique du sol). Pour ce faire, nous avons observé les traits racinaires sur 9 espèces en situation individuelle pour 2 états du sol contrastés (**Essai n°1**).

Etape 3 : Test de l'aptitude de la plante choisie, le *Stylosanthes guianensis* (SG) à structurer le sol. Pour cela, nous avons évalué l'effet sur la structure du sol d'un peuplement de SG comparé à celui d'un peuplement de jachère spontanée (**Essai n°2, SG vs Jachère**).

Etape 4 : Evaluation d'un système de culture innovant ananas/SG, améliorant la structure du sol et ayant comme objectif de limiter, voire de supprimer le recours au travail du sol. Nous avons évalué deux systèmes de culture innovant ananas/SG en les comparant au système de conduite conventionnelle de l'ananas, considéré comme la référence (**Essai n°3**).

Une discussion générale en fin de mémoire propose une synthèse des résultats et permet de situer ce travail par ses apports et ses limites dans le cadre de la conception de systèmes de culture innovants de l'ananas sans travail du sol.

Chapitre 1 :

Etude bibliographique sur les traits
racinaires en relation avec les
mécanismes et les processus de
structuration du sol

Chapitre 1 : Etude bibliographique sur les traits racinaires en relation avec les mécanismes et les processus de structuration du sol.

Introduction

Le tassement du sol représente un des principaux obstacles physiques à l'enracinement des plantes, qu'elles soient cultivées (Lipiec and Hatano 2003; Mc Garry and Sharp 2003; Tracy, Black et al. 2011) ou non (Kozlowski 1999). Il se traduit par une diminution de la porosité du sol *i.e.* une augmentation de sa masse volumique (Waisel, Eshel et al. 2002; Lipiec and Hatano 2003). Cette contrainte limite l'accès de la plante aux ressources hydriques et minérales et amoindrit ses capacités d'ancrage au sol (Lipiec and Hatano 2003; Tubeileh, Groleau-Renaud et al. 2003). Elle représente souvent un important facteur limitant de la productivité de nombreuses cultures (Hamza and Anderson 2005).

Le travail du sol est actuellement la technique la plus utilisée pour entretenir un état structural favorable ou pour corriger un état dégradé. Mais cette pratique peut présenter des risques, en particulier au regard de la préservation de la biologie des sols (Stirzaker and White 1995; Reynolds, Bowman et al. 2002). Aussi, la mise en œuvre de nouveaux systèmes de culture tendant à la diminution, voire à la suppression du travail du sol, est-elle de plus en plus recherchée dans le cadre d'une agriculture durable (Powlson, Gregory et al. 2011).

Une alternative possible au travail du sol est l'utilisation d'espèces végétales, en interculture ou en association, pour améliorer la structure du sol (Charles B 1985; Cresswell and Kirkegaard 1995; Powis, Whalley et al. 2003; Yunusa and Newton 2003). La réussite de cette stratégie repose sur la capacité de certaines espèces à agir, de manière directe ou indirecte, sur la structure du sol. Trois mécanismes sont principalement impliqués dans le processus. En premier, la croissance axiale de la racine qui, grâce à sa force de pénétration, crée ou pénètre des porosités de taille inférieure. En second, la force de croissance radiale qui permet d'accroître le diamètre des pores. Par la suite, les trajets racinaires résultant de la colonisation du sol par les racines créent, une fois ces dernières mortes, un réseau poral susceptible de favoriser l'enracinement de l'espèce d'intérêt économique, les transferts sol-plantes, l'évacuation de l'eau en excès et l'activité biologique (Ehlers, Köpke et al. 1983; Dexter 1991; Silva and Rosolem 2001). A ces deux actions directes de la racine, s'adjoint une troisième, indirecte, qui englobe les modifications au niveau de la rhizosphère. Ainsi, l'alternance de phases de dessiccation, pouvant être accentuée par la racine, et d'humectation, en relation avec l'environnement, impactent aussi la structure du sol.

Des résultats contrastés ont été obtenus en condition contrôlée et en plein champ quant à l'efficacité de l'action de diverses plantes sur la structuration du sol. Des espèces ont montré des effets significatifs dans certains cas et pour certaines cultures : dans le domaine du maraîchage avec *Trifolium subterraneum* pour la laitue (Stirzaker and White 1995), ou de grandes cultures avec *Brassica spp* et *Raphanus sativus* sur le soja (Williams and Weil 2004; Reintam, Trukmann et al. 2008; Calonogo and Rosolem 2010). D'autres se sont révélées sans effet comme *Brassica napus* sur le blé (Cresswell and Kirkegaard 1995).

En plus de cette variabilité des résultats expérimentaux, qui par ailleurs ne concernent qu'un nombre limité d'espèces, le nombre des espèces aptes à améliorer la structure du sol est très grand et leur choix s'avère donc difficile.

Pour y parvenir, on propose d'utiliser une approche par traits fonctionnels. Celle-ci vise à construire un référentiel où les espèces sont regroupées par type, sur la base d'un certain nombre de caractéristiques liées à une fonctionnalité (les traits fonctionnels). Le principal intérêt de cette approche est de pouvoir classer un grand nombre de plantes différentes par rapport à une fonctionnalité donnée (ici l'effet sur la structure du sol). En effet, il est très difficile de décrire de manière fine, espèce par espèce, les mécanismes en jeu dans leur relation avec la structure du sol et de renseigner tous les paramètres jouant sur ces mécanismes.

Le concept de trait fonctionnel est issu de l'écologie. Un trait fonctionnel est défini, de manière intrinsèque, par toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable au niveau individuel, de l'échelle de la cellule à celle de l'organisme entier (Violle, Navas et al. 2007). Les traits de réponse permettent d'expliquer la structure des communautés (*i.e.* l'assemblage des espèces qui les composent), en réponse à ce que les écologues appellent les filtres environnementaux. Les traits d'effet déterminent les propriétés des plantes au sein des communautés. Ils impactent ainsi les fonctions de l'écosystème qui sont elles-mêmes à la base des services qu'il rend (pour notre propos, l'amélioration de l'état physique du sol).

Pour chaque trait, on définit une mesure qui s'exprime en valeur moyenne ou en distribution entre individus d'une même espèce. Le point clef de cette approche est le cadre « réponse-effet » proposé par Lavorel et Garnier (2002) puis précisé par Suding (2008): les caractéristiques du milieu agissent comme des filtres et entraînent un tri des espèces présentes à partir des valeurs de leurs traits de réponse. La connaissance de ces derniers permet donc d'expliquer la diversité spécifique au sein de communautés d'espèces. En retour, cette diversité spécifique entraîne une diversité fonctionnelle qui dépend d'un certain nombre d'autres traits (traits d'effet), responsables des processus à l'œuvre dans les écosystèmes et donc des services que rendent ces derniers.

Nous proposons d'adapter le cadre conceptuel relatif aux traits fonctionnels au cas particulier des agrosystèmes en privilégiant un service particulier : l'entretien (ou la restauration) de la structure des sols cultivés. En effet, ce service peut être rendu par des plantes, via leurs racines. Pour classer les plantes en fonction de leur effet sur la structure du sol, on cherchera donc les traits d'effet qui sont (i) pertinents par rapport à ce service et (ii) qui permettent de discriminer les espèces. Il s'agit des caractéristiques qui jouent sur la structuration du sol (son intensité, sa nature, sa durée,...) en les assimilant à des traits d'effet. En outre, on distinguera les actions sur la structure qui sont directes (traits d'effet direct) ou indirectes (traits d'effet indirect).

Par ailleurs, Il est nécessaire d'identifier les traits impliqués dans le lien entre l'état structural, la mise en place et le fonctionnement des racines. On s'intéresse donc aussi à la

manière dont la plante répond à une condition particulière, l'état structural du sol, via des traits assimilables à des traits de réponse.

Enfin, lorsque l'on parle de traits, il faut également aborder la question de leur variabilité découlant de la manière dont la plante réagit à la fluctuation des conditions de milieu.

On perçoit une limite forte de l'approche proposée ici, qui réside dans la confusion pouvant s'établir entre traits d'effet et traits de réponse. Par exemple, dans la mesure où une espèce est adaptée à une structure du sol particulière, elle y est performante, ce qui peut se traduire par la production d'une importante biomasse racinaire, et donc en un effet important sur la structure du sol : il n'est donc pas toujours évident de distinguer la réponse de l'effet. Par conséquent, dans la suite de ce texte, nous n'aborderons que l'étude des traits d'effet de la plante de service.

Cette étude bibliographique se propose donc de faire un point sur les principaux mécanismes intervenant dans la relation entre les plantes et la structure du sol, pour en déduire les caractéristiques de fonctionnement les mieux à même de constituer les traits fonctionnels d'effet impliqués dans l'amélioration de la structure du sol. Les spécificités relatives aux processus mis en œuvre et aux éléments impliqués dans la variation de leur expression seront également abordées.

Pour définir quels sont les traits d'effet pertinents par rapport à notre problématique, deux catégories de traits sont à considérer. En effet, l'action d'une plante sur la structure du sol dépend i) de l'action de chaque racine au niveau local sur le sol et ii) de la distribution de ses racines dans le sol. Les deux catégories de traits correspondantes sont donc :

- les traits qui déterminent le fonctionnement des racines, conditionnant l'action indirecte (action sur les alternances humectation/dessiccation) ou directe (perforation du sol) sur la structure.
- les traits qui déterminent l'architecture du système à savoir la manière dont les racines colonisent le sol et donc l'étendue du volume d'influence de chaque plante sur la structure.

1 Les traits d'effet relatifs au fonctionnement de la racine

Il s'avère, qu'en condition contrôlée comme en plein champ, certaines espèces, comparativement à d'autres, se montrent plus aptes à pénétrer des milieux compactés. C'est le cas pour *Brassica napus* (Chen 2009) et *Festuca arundinacea* L (Löfkvist 2005) par exemple. Des évaluations sur des espèces de grande culture comme les oléagineux (Whiteley and Dexter 1982) ou sur des espèces utilisées pour améliorer la structure du sol (Chen and Weil 2010) ont permis de proposer des classements relatifs à leur aptitude différenciée à la pénétration des sols compactés.

Des mécanismes physiologiques caractéristiques ont été mis en évidence au niveau des racines. Ils agissent directement par des processus d'ordre physique et /ou chimique pour permettre la pénétration des racines. Nous aborderons, dans cette partie, les traits relatifs à la capacité de perforation d'un sol compacté.

1.1 Les traits d'effet directs

1.1.1 D'ordre physique : la force de pénétration

Le trait d'effet le plus évident pour caractériser la capacité d'une racine à croître dans un sol tassé est la force maximale de pénétration qu'elle peut déployer. De nombreuses études ont permis de mesurer cette force, soit directement, soit indirectement. Les modalités des mesures effectuées directement consistent à soumettre les racines de diverses espèces à des conditions de sol compacté variables et à en mesurer les effets sur l'élongation. Pour l'évaluation indirecte, les mesures sont estimées à l'aide de divers appareils de pénétrométrie mimant l'effort de la racine pour pénétrer le sol.

La progression de la racine dans le sol relève de plusieurs mécanismes.

En premier lieu, on distingue un mécanisme d'ordre directionnel en liaison avec une stimulation de contact ou thigmotropisme (Coutand 2010) ; les racines s'orienteraient préférentiellement vers les zones les moins résistantes à la pénétration. Ce type de comportement ne fait pas l'unanimité. Ainsi, Dexter (1986) juge que les trajets pris par les racines sont aléatoires. Si cette modalité comportementale existe, on peut penser que les racines de ces plantes n'ont que peu voire pas d'impact direct sur la régénération de la structure du sol puisqu'elles évitent les zones tassées.

En second lieu, interviendrait un mécanisme de croissance racinaire impliquant un contournement forcé si le sol est impénétrable. Clark et al. (2003) par exemple, invoquent la capacité des racines à contourner les zones compactes pour croître. Cette faculté de contournement des racines a été observée chez des espèces arborescentes et arbustives. Elle est désignée par le terme d'édaphoécotropisme (Vaníček 1973) qui inclut également le cheminement sélectif de la racine vers les pores en condition compactée (trématotropisme). Ce comportement est à rapprocher du précédent et aurait par conséquent les mêmes implications : pas d'effet direct sur la structure lié à la croissance axiale, mais un effet possible d'agrandissement des pores par croissance radiale.

En troisième lieu, un mécanisme de pénétration forcée intervient si la résistance n'est pas contournable (Monshausen and Gilroy 2009). C'est dans ce cas qu'il est possible d'avoir un effet direct de la structuration du sol par croissance axiale.

La racine, pour pénétrer le sol, doit exercer une pression axiale supérieure à celle opposée par le sol et doit aussi vaincre les forces de friction provoquées par sa croissance et ce, par une pression radiale (Bengough, Croser et al. 1997). Pour ces deux composantes de la force de pénétration, la résistance maximale pouvant être franchie par les racines dépend de l'espèce. Des mesures effectuées sur les racines de maïs en milieu contrôlé ont permis d'évaluer ces forces à 1.5MPa et à 0.8MPa respectivement (Potocka, Szymanowska-PuBka et al. 2011). Cela permet d'illustrer la composante essentiellement axiale de la force de pénétration des racines du maïs.

Par ailleurs, Kolb et al.(2012) en appliquant des forces de composante radiale sur des racines de pois chiches, n'observent pas de modification significative de la morphologie et de la croissance des racines (la figure 1 ci-dessous présente les modalités de l'expérimentation). Cette étude indique que, en condition de laboratoire, la composante radiale des forces exercées par un sol sur la racine n'aurait d'effet ni sur la croissance axiale ni sur la morphologie des racines. Ce résultat récent suggère donc que les racines de certaines espèces seraient incapables d'agrandir la porosité par croissance radiale.

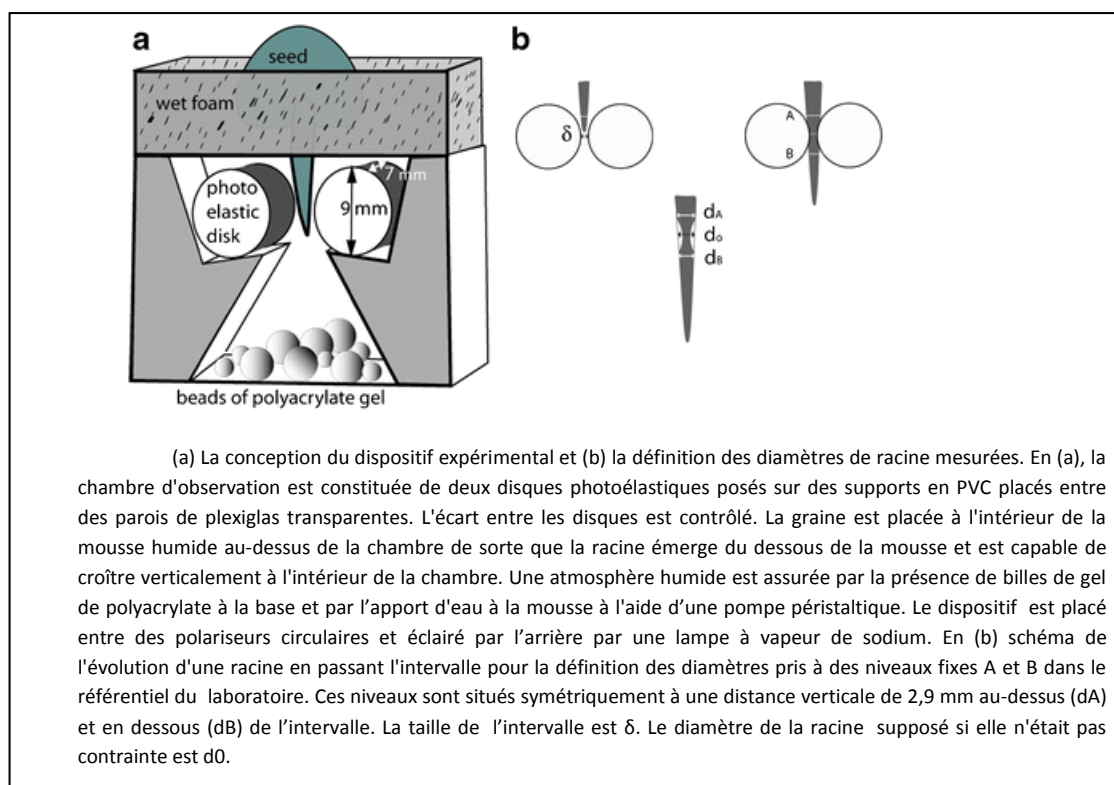


Figure 1 : Dispositif expérimental utilisé par Kolb et al.(2012) pour mesurer les effets d'une force radiale exercée sur une racine en croissance.

Il s'avère surprenant que la pression radiale n'influe pas sur la croissance axiale de la racine et, en lien avec cette expérimentation, Bengough (2012) objecte qu'un minimum de pression radiale est nécessaire à la croissance axiale de la racine.

En relation avec le pouvoir de pénétration racinaire, les mesures estimées de résistance faibles, moyennes et fortes sont respectivement de l'ordre de 0.25MPa, 1.40MPa et 2.30MPa dans une expérimentation menée sur *Lolium perenne* L., *Trifolium repens* L. et *Agrostis capillaris* (Cook, Marriott et al. 1996). Suivant diverses données recueillies dans la littérature, Håkansson et al. (2001) rapportent que la valeur limite de pénétration d'une racine serait de 3MPa. Pour le maïs, Veen et al. (1990) notent qu'en milieu contrôlé, la croissance est complètement inhibée à partir 4.2MPa pour un sol au potentiel hydrique de -1.7MPa. Ces données sont à relier avec l'estimation de la pression maximale pouvant être développée par une racine qui, selon Misra et al. (1986), serait de l'ordre de 0.9 à 1.3MPa. Cette valeur est bien en deçà des forces de pressions mesurées par divers appareils, pour pénétrer les sols compacts. Selon plusieurs auteurs, les données de résistance relevées par pénétromètre seraient 2 à 8 fois supérieures à la force nécessaire à une racine pour pénétrer le sol (Groleau-Renaud, Plantureux et al. 1998). La forme de la pointe et la matière avec laquelle est fabriquée l'aiguille du pénétromètre sont avancées pour expliquer ce fait (Bengough and Mullins 1990).

Cependant, en condition de sol non travaillé, les racines d'avoine se sont révélées capables de croître jusqu'à une résistance de 5.1MPa alors que, pour le même sol travaillé cette résistance limite était de 3.6MPa. Cette différence serait liée à la présence de biopores dans le sol non travaillé, favorisant la croissance des racines (Ehlers, Köpke et al. 1983). Le type de porosité pourrait donc être un autre élément explicatif des différences relevées entre racine et pénétromètre. La résistance à la pénétration d'un sol par les racines doit donc être évaluée en relation avec les caractéristiques qualitatives de sa porosité.

Dans une expérimentation menée en milieu contrôlé sur lits de billes de verres compactées à des niveaux différents, Aubertin et Kardos (1965) ont remarqué que les racines de maïs étaient incapables de croître dans les porosités si elles ne pouvaient déplacer les billes. Ils firent alors l'hypothèse qu'en condition naturelle les racines n'empruntaient pas préférentiellement des porosités existantes mais se créaient leur propre chemin en déplaçant les particules de sol.

Ainsi, la force de pénétration n'explique pas à elle seule une aptitude supérieure à pénétrer un sol compact. Dans le cas du lupin (*Lupinus albus*), en comparant deux cultivars présentant la même pression axiale de croissance (moyenne de 0.645MPa) Bengough et al. (1997) ont montré des comportements différents quant à leur capacité à croître en milieu compact.

L'expression d'autres traits est donc impliquée dans le processus.

En effet, la racine oppose à la résistance mécanique du sol des modifications morphologiques, anatomiques et fonctionnelles qui peuvent faciliter sa pénétration (Waisel, Eshel et al. 2002; Lipiec and Hatano 2003; Zhu, Ingram et al. 2011). Suivant les espèces, cette

« plasticité » des racines est plus ou moins prononcée. Les principales modifications physiologiques au niveau de la racine sont l'augmentation du diamètre, la production d'exsudats, la libération de cellules épidermiques, l'épaississement et rigidification, la production de ramifications latérales.

1.1.2 Modifications d'ordre physiologique

1.1.2.1 L'augmentation du diamètre

Une augmentation du diamètre des racines est généralement observée en condition compactée (Groleau-Renaud, Plantureux et al. 1998; Croser, Bengough et al. 2000; Qin, Stamp et al. 2005; Lipiec, Horn et al. 2012). Elle est de l'ordre de 30 à 60% pour les racines de maïs en milieu contrôlé (Moss, Hall et al. 1988). En liaison avec les lois physiques, ce phénomène d'augmentation du diamètre racinaire, permettrait aux racines de plus gros diamètre d'exercer une pression supérieure au niveau de leur apex pour pénétrer le sol. Ces modifications se sont révélées réversibles dès que la racine retrouve des conditions favorables (GOSS and RUSSELL 1980; Croser, Bengough et al. 2000; Potocka, Szymanowska-PuBka et al. 2011).

Pour certains auteurs, cette augmentation serait liée à des propriétés de turgescence de la racine sous médiation d'éthylène en synergie avec une diminution de la vitesse d'élongation (Kays, Nicklow et al. 1974; Clark, Whalley et al. 2003). Cette diminution de la vitesse d'élongation provoquerait une accumulation de solutés, d'où une augmentation de la pression osmotique responsable de la turgescence. Mais, l'augmentation de la pression osmotique n'est pas toujours accompagnée d'une augmentation de la turgescence (Bengough, Croser et al. 1997). Pour d'autres, l'accroissement du diamètre racinaire en condition compactée est dû à une augmentation en largeur des cellules corticales (Goss 1977) et en nombre des couches de cellules de la coiffe (Potocka, Szymanowska-PuBka et al. 2011).

Selon Kays (1974), l'éthylène agirait comme une hormone de croissance. Kang (1972), dans une expérimentation sur le pois, aboutit à la même conclusion et l'application d'éthylène exogène provoque effectivement une augmentation du diamètre racinaire (Kays, Nicklow et al. 1974).

Moss (1988), en expérimentant les effets de l'éthylène sur les racines du maïs, remarque aussi l'induction de l'accroissement du diamètre, tout en mettant en évidence que l'utilisation d'un inhibiteur de l'éthylène endogène ne modifie pas ce comportement en milieu compacté. De plus, la concentration racinaire en acide abscissique reste inchangée. Il conclut que l'éthylène et l'acide abscissique ne sont pas impliqués dans les modifications morphologiques de la racine soumise à des conditions de sol compact. Cependant, Hartung (1994), montre que le taux racinaire en acide abscissique du maïs augmente jusqu'à 10 fois quand la racine rencontre un milieu compacté. Selon Navas (2012) l'ABA facilite la pénétration racinaire en induisant des modifications d'ordre morphologique et anatomique. Le rôle de l'éthylène comme médiateur de croissance racinaire reste discuté (Atwell 1993). Néanmoins, des données récentes montrent que la coiffe racinaire est un récepteur sensible

à l'éthylène (mais non sensible à l'auxine et à la cytokinine), avec des implications sur la croissance de la racine (Hahn, Zimmermann et al. 2008). Une synergie d'action entre éthylène et auxine s'est avérée nécessaire pour la pénétration des racines de tomate dans le sol durant la germination (Santisree, Nongmaithem et al. 2011).

La capacité qu'a la plante à augmenter son diamètre racinaire pour pénétrer un sol compacté, est un trait d'effet assez largement observé. Le traitement d'images scannées d'échantillons de racines autorise une caractérisation assez aisée du diamètre de la racine, qui permet facilement de mesurer s'il y a ou non augmentation du diamètre en sol tassé.

De manière concomitante, une espèce présentant des diamètres racinaires moyens supérieurs, comparativement à d'autres espèces est plus apte à pénétrer un sol compacté.

C'est donc un trait à privilégier pour la discrimination des espèces.

1.1.2.2 La production d'exsudats

La production d'exsudats racinaires serait directement impliquée dans la pénétration des racines dans le sol. Ainsi, sa production au niveau de la coiffe est fortement augmentée en condition compactée (Boeuf-Tremblay, Plantureux et al. 1995; Groleau-Renaud, Plantureux et al. 1998). Elle affecte directement les caractéristiques chimiques et physiques du sol et facilite la progression des racines (Bengough, Croser et al. 1997; Hawes, Bengough et al. 2002; Bengough, Bransby et al. 2006).

Sur des racines de maïs, l'ablation en condition expérimentale de la coiffe, lieu de sa sécrétion, a démontré un accroissement significatif de la résistance du sol à la pénétration (Iijima, Higuchi et al. 2003). La production d'exsudat favorise le pouvoir pénétrant des racines en jouant le rôle de lubrifiant (Hawes, Bengough et al. 2002; Bertin, Yang et al. 2003). Rougier (1985) qualifie ainsi l'exsudat produit par les racines de « mucigel ».

Il s'agit de composés aminoacides et de carbohydrates (Boeuf-Tremblay, Plantureux et al. 1995), qui peuvent représenter près de 9% de l'augmentation de matière sèche des racines en condition compactée (Barber and Gunn 1974). En expérimentation, la quantité d'exsudats produite par des racines de maïs est passée de 0.2 à 1.2 mg de C /plant /jour (Groleau-Renaud, Plantureux et al. 1998).

Selon Roumet (2008), la production d'exsudats serait liée essentiellement à l'activité des racines fines. La libération d'exsudats par les racines est un processus qui facilite la pénétration des racines dans le sol. La plupart des espèces partagerait cette aptitude. Néanmoins, on peut penser que son amplitude varie entre les espèces suivant leur aptitude différenciée à pénétrer les sols compactés. Par conséquent, cette aptitude peut donc constituer un trait d'effet qui permettrait aussi de discriminer les espèces. Sa mesure ne paraît pas aisée, mais la présence de manchons de terre agrégée autour des racines, serait un bon indicateur de l'intensité de l'exsudation racinaire (Dorel, comm. Pers.).

1.1.2.3 La libération de cellules épidermiques

En complément, ou de manière indépendante, la « libération » d'écailles au niveau de la coiffe (sorte d'exfoliation), limite les forces de frottement et facilite la progression de la racine dans le sol (SOUTY 1987; Bengough and McKenzie 1997; Iijima, Higuchi et al. 2003; Bengough, Bransby et al. 2006). Les travaux récents de McKenzie (2013), sur la force de pénétration des racines, montrent qu'il s'agit d'une couche de mucilage intercalée entre deux couches de cellules épidermiques de la coiffe qui permet cette lubrification. L'observation des zones de croissance racinaire et des coupes racinaires peuvent permettre de mettre en évidence ce trait.

1.1.2.4 L'épaississement et la rigidification

En condition de sol compacté, des racines plus rigides sont souvent observées. Elles résultent du durcissement et/ou de l'épaississement des parois cellulaires, qui entraînent cette rigidification (Abdalla, Hettiaratchi et al. 1969; Clark, Price et al. 2008; Potocka, Szymanowska-PuBka et al. 2011). Des racines rigides sont susceptibles de pouvoir exercer de plus fortes pressions de pénétration dans le sol (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992).

Selon plusieurs études, une fonction puissance relie la diminution de la rigidité de la racine à la diminution de son diamètre (Burroughs and Thomas 1977; Gray and Sotir 1996; Bischetti, Chiaradia et al. 2005). Par conséquent, ce trait est en lien direct avec le diamètre des racines, ce qui permet de l'évaluer de manière assez simple. C'est donc un trait à retenir pour la discrimination des espèces.

1.2 Les traits d'effet indirects

Le système racinaire présente aussi des traits pouvant renseigner sur la manière dont les plantes agissent indirectement sur la structure du sol.

1.2.1 DRL et SRL

On reproche souvent à l'utilisation des plantes de service leur consommation en eau entraînant une disponibilité limitée pour la culture suivante (Unger and Vigil 1998; Dabney, Delgado et al. 2001). Cependant, cet assèchement du sol peut avoir un effet positif sur la structure en accroissant l'intensité des cycles humectation dessiccation, entraînant la formation de porosité fissurale et d'assemblage, liée au retrait du matériau (Angers and Caron 1998). Bien évidemment, cet effet dépend beaucoup de la nature du sol et de sa proportion en argile (Dexter 1991).

Ce processus est fortement lié à la quantité et à la qualité des racines dans le sol. Pour l'aspect quantitatif, on fait l'hypothèse que plus l'enracinement est dense et plus la plante absorbera efficacement l'eau du sol. Le trait correspondant serait alors la mesure de longueur maximale de racine par unité de volume de sol ou la densité de longueur racinaire maximale (c'est la DRL qui s'exprime en mètre de racines par m³ de sol).

Mais, l'efficacité des racines vis-à-vis de l'absorption de l'eau dépend aussi de leur diamètre : les racines les plus fines sont les plus efficaces pour l'absorption de l'eau (Ehlers,

Hamblin et al. 1991; Eissenstat 1992; Roumet, Urcelay et al. 2006). Le trait correspondant serait alors la longueur spécifique des racines (SRL) définie comme la longueur de racine par unité de matière sèche racines (Eissenstat 1992), exprimée en mètre par gramme. La SRL est reliée à la capacité d'utiliser les ressources du sol comme le SLA (surface foliaire spécifique en m²/kg) l'est pour la ressource lumineuse.

La SRL dépend du diamètre et de la densité tissulaire de la racine (Ryser 1996). Mais en général, une SRL faible est associée à un diamètre important (Damour, comm. Pers.). Une variation du diamètre peut être due à une variation de la taille des cellules et non de leur nombre (Eissenstat and Achor 1999). Ainsi, la SRL constitue un trait qui renseigne sur l'effet indirect des plantes sur la structuration du sol. Une SRL forte est plus susceptible de provoquer un dessèchement prononcé du sol que lorsqu'elle est faible.

De plus, cette caractéristique est liée à d'autres propriétés. Ainsi, une espèce présentant une forte SLR a généralement une croissance racinaire plus plastique : *i.e.* la faculté de la plante à modifier son phénotype racinaire en relation avec les modifications de l'environnement (Kano, Inukai et al. 2011), pour une optimisation de l'exploitation des ressources du sol (Huang and Eissenstat 2000) et une meilleure capacité d'absorption des éléments nutritifs (Eissenstat 1992).

1.2.2 D'ordre physiologique : autres effets des exsudats

La production d'exsudats, précédemment évoquée, joue aussi un rôle sur la microflore et donc indirectement sur le rôle de celle-ci sur la structure et sur la cohésion des agrégats et donc sur la stabilité structurale.

Selon Milleret (2009), les exsudats agiraient en synergie avec les sécrétions de champignons mycorhiziens pour favoriser le développement de bactéries responsables d'une amélioration de la porosité du sol. En effet, la production d'exsudats est étroitement liée à la présence de micro-organismes : sur le blé et le maïs, la bactérie *Pseudomonas putida*, utilisatrice d'exsudats, entraîne un doublement de sa production (Vančura, Přikryl et al. 1977; Přikryl and Vančura 1980).

Par ailleurs, les acides poly uroniques accroissent la cohésion du sol (Raab and Lipson 2010) en augmentant la force d'agrégation entre les particules (Czarnes, Hallett et al. 2000). Ils peuvent ainsi diminuer la capacité d'humectation du sol (Czarnes, Hallett et al. 2000). D'autres propriétés sont attribuées aux exsudats, en particulier certaines relatives aux effets allélopathiques (Laube and Zotz 2003). La quantité et la composition des exsudats racinaires varient en fonction des espèces et des conditions d'environnement (Uren 2000; Bertin, Yang et al. 2003). En ce sens, la production d'exsudat peut être considérée comme un trait d'effet pertinent pour notre propos.

Le tableau 1, présente les processus par lesquels est réalisée la structuration du sol et les traits d'effet, directs et indirects associés que nous avons identifiés.

Modalité de structuration du sol	Processus	Traits d'effet des racines impliqués	Type d'effet	Valeur ou gamme de variation généralement relevée (maïs)
Pénétration du sol : création de porosité	Force maximale de pénétration	Valeur max de la composante axiale de la force de pénétration	Direct	1.5MPa
		Valeur max de la composante radiale de la force de pénétration	Direct	0.8MPa
		Diamètre max de la coiffe racinaire	Direct	+ 30 à 60%
		Rigidité maximale des parois des racines	Direct	Augmente avec le diamètre
	Mécanismes de lubrification	Production d'exsudat	Direct	+ 9% de la MS
		Libération de cellules épidermiques	Direct	+
Elargissement des pores	Force radiale de la croissance racinaire	Diamètre racinaire moyen	Direct	Liée au diamètre de la coiffe
Fissuration	Dessèchement	DRL moyenne	Indirect	1.7 à 2.5cm/cm ³
		Valeur SRL pour diamètre des racines < 0.2mm	Indirect	80m/g
Activité biologique	Action de la microflore (bactéries)	Production d'exsudats	Indirect	+

Tableau 1 : Traits d'effet liés au fonctionnement de la racine

2 Les traits d'effet en relation avec l'architecture du système racinaire

L'enracinement résulte, comme tout trait de la plante, d'interactions entre le génotype et l'environnement (Osmont, Sibout et al. 2007). L'architecture racinaire, est présentée comme un des éléments essentiels pour approcher les effets des racines sur la structure du sol (Zhu, Ingram et al. 2011). Charles Darwin, en décrivant la pénétration des racines dans le sol en relation avec la gravité, par les processus cellulaires de courbure, de croissance et de ramification, en a jeté les bases (Rich and Watt 2013).

2.1 Les typologies d'architecture

Les plantes présentent une grande diversité d'architectures de systèmes racinaires (Waisel, Y. et al. 2002). Elles se caractérisent par la forme de la distribution des racines dans le sol, en lien avec des composantes morphologiques et topologiques, et revêtent en ce sens une composante fonctionnelle (Lynch 1995). La répartition de l'enracinement, qualitativement et quantitativement, en profondeur et/ou en surface, dépend d'abord de l'espèce considérée (Mokany, Raison et al. 2006). Cannon (1949), dans « A TENTATIVE CLASSIFICATION OF ROOTS SYSTEMS » distingue 10 types d'enracinement fondamentaux. Nous reprenons ici les aspects essentiels de sa classification. Les types mentionnés se singularisent essentiellement par l'existence ou non d'une racine primaire selon le

positionnement (topologie) et la distribution des autres racines. Six types découlent de la présence d'une racine primaire et quatre autres sont liés à celle de racines adventives.

L'établissement de la racine primaire (généralement géotropique) est d'origine germinale et découle de la graine alors que les racines adventives (diagéotropiques) sont générées à partir d'autres organes (essentiellement les tiges). La racine primaire est toujours monoaxiale et généralement lignifiée. De ces racines, sont émises d'autres racines d'ordre latéral et de rangs inférieurs successifs. En lien avec le milieu, les racines d'ordre latéral peuvent mourir et être réémises à la base des anciennes. Cela constitue une caractéristique de classification de certains types. La distribution des racines latérales le long de la racine primaire est aussi un critère de classification : celle-ci pouvant être soit superficielle, soit en profondeur ou positionnée régulièrement sur toute sa longueur. Globalement, les architectures présentées en lien avec la racine primaire, sont étroitement liées aux conditions hydriques, de température et de concentration en oxygène des milieux. Les systèmes avec une racine primaire découlent d'un type générique (Type I), et sont essentiellement présents chez les annuelles, biannuelles et les arbres. Cannon fait une analogie entre les systèmes avec racine primaire et ceux avec racines adventives du point de vue de leur développement. Comme pour les systèmes avec racine primaire, l'environnement (principalement les facteurs hydriques), détermine les variations architecturales présentées.

Des travaux plus récents montrent que l'architecture du système racinaire est globalement liée à la classe d'appartenance au sein des angiospermes. On distingue ainsi, les monocotylédones des dicotylédones (Maina, Brown et al. 2002), avec respectivement des systèmes racinaires présentant une architecture fasciculée et une pivotante (Ennos 2000; Hochholdinger, Park et al. 2004; Roumet, Urcelay et al. 2006), *i.e.* avec racine adventive et avec racine primaire si l'on se réfère à Cannon. Le système pivotant présente une racine principale à croissance verticale et des racines secondaires à croissance subhorizontale à horizontale. Le système fasciculé présente un « pool » racinaire avec une croissance essentiellement subhorizontale à latérale. Entre ces deux types, il existe un très grand nombre de types intermédiaires, y compris entre espèces issues d'une même classe (Ennos 2000).

2.2 Les traits d'effet des systèmes pivotants et des systèmes fasciculés.

Les résultats de nombreuses études comparatives aboutissent à un classement des espèces opposant celles présentant un système racinaire pivotant à celles qui ont un système fasciculé, vis-à-vis de leur faculté à structurer un sol : les systèmes pivotant sont reconnus comme plus aptes à pénétrer les sols compacts (effet direct sur la structure) alors que les systèmes fasciculés colonisent densément le sol amenant un effet indirect à travers l'assèchement (Groenevelt, Kay et al. 1984; Chen and Weil 2010; Weil 2012). Ainsi, les deux principaux types d'architecture présentent des traits très différents tant au niveau de la morphologie qu'à celui de la physiologie.

2.2.1 Le diamètre

Les dicotylédones ont généralement des racines de diamètre supérieur aux monocotylédones (Lauenroth and Gill 2003). En rapport, leur faculté à pénétrer les sols compacts est considérée comme plus importante (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992).

Cette supériorité des dicotylédones a pour conséquence une faculté à exercer une pression plus forte pour pénétrer un sol compact en synergie avec l'augmentation du diamètre racinaire (Misra, Dexter et al. 1986; Materechera, Dexter et al. 1991). Cependant, Clark (1999) rejette cette hypothèse suite à des mesures comparatives des pressions racinaires de diverses espèces de mono et de dicotylédones, qui sont de l'ordre respectivement de 0.44Mpa et 0.41Mpa, et donc assez semblables. Mais, les diamètres des racines évaluées ne sont pas mentionnés.

Selon Groenevelt (1984), le diamètre supérieur des racines de dicotylédones leur confère aussi la possibilité de créer des porosités de diamètres plus importants.

Les dicotylédones seraient donc plus aptes à améliorer la structure du sol en relation avec ce trait d'effet direct. De manière contradictoire, Arvidsson et Håkansson (2014), ont mené une étude comparative sur diverses espèces qui montre que les monocotylédones se comportent généralement mieux en sol compacté que les dicotylédones.

L'existence d'une forte variabilité de ce trait entre pivotant et fasciculé rend donc son utilisation délicate.

2.2.2 La densité de longueur (DRL)

La DRL représente la longueur de racine par unité de volume de sol et traduit donc l'intensité d'exploration du sol par les racines. Néanmoins, elle ne considère pas la distance entre racines et, par conséquent, traduit plus ou moins fidèlement le potentiel d'exploration et donc de prélèvement. Hamblin (1987), lors d'une expérimentation sur le blé de printemps, l'orge, le lupin (*Lupinus angustifolius*) et le pois (*Pisum sativum*), montre qu'à biomasse racinaire équivalente, les monocotylédones avaient une DRL 5 à 10 fois plus importante que les dicotylédones. Cela démontre une plus grande aptitude des monocotylédones à agir sur la structure.

En liaison, une différence d'activité microbienne entre une monocotylédone et une dicotylédone a été mise en évidence en fonction des valeurs de la DRL. Il s'agit d'une forte corrélation entre la faible DRL du trèfle (dicotylédone) et la forte activité microbienne associée ; à l'inverse le Rye-grass (monocotylédone) qui présente une forte DRL ne montre pas de corrélation avec l'activité microbienne (Schortemeyer, Šantručková et al. 1997). Si l'on se réfère aux données déjà évoquées relatives à la structuration du sol par les microorganismes, on perçoit ici un trait d'effet indirect qui rend les dicotylédones plus aptes à agir sur la structure du sol, via l'effet sur les micro-organismes.

2.2.3 La physiologie

Une différence de taux de croissance racinaire en profondeur (exprimé en mm par degré jour) a été mise en évidence entre des monocotylédones et des dicotylédones : ce taux est respectivement de 1.0 à 1.2 mm d⁻¹ °C⁻¹ et de 1.5 à 2.3 mm d⁻¹ °C⁻¹ (Thorup-Kristensen 2001). En liaison, le nombre de degré jour nécessaire pour qu'une racine atteigne un mètre de profondeur diffère aussi : 750 pour le pivotant et 1375 pour le fasciculé (Thorup-Kristensen 2001). En milieu contrôlé (minirhizotron), un radis a montré une croissance en profondeur de 112 cm en 49 jours alors qu'un rye-grass n'a pas atteint cette profondeur 175 jours après semis (Thorup-Kristensen 1993).

Cet aspect de la physiologie rend les dicotylédones plus performantes en termes de vitesse et de profondeur d'enracinement. Il peut être assimilé à un trait d'effet direct.

Néanmoins, il faut remarquer que l'instauration d'une porosité avec un effet significatif dans le fonctionnement du sol suppose le respect d'un laps de temps suffisamment long, pouvant correspondre à plusieurs cycles de culture, pour permettre une bonne colonisation racinaire. Calonego et Rosolem (2010) rapportent la supériorité de la rotation du soja avec le mil et le triticales comparée à un travail du sol au chisel. Plus faible la première année, le rendement du soja s'est amélioré progressivement au cours des récoltes suivantes. Ils estiment qu'il faut au moins 3 à 4 ans pour obtenir un décompactage du sol satisfaisant.

2.2.4 La distribution ou zone d'influence

La zone d'influence racinaire présente deux composantes : une verticale et une horizontale. Il s'agit dans les deux cas des distances maximales atteintes par les racines par rapport au pied, suivant le plan impliqué. La plupart des données relevées dans la littérature mentionne principalement la composante verticale. Cela est probablement lié aux difficultés pouvant se manifester pour une évaluation correcte de l'horizontale (les dimensions d'un rhizotron étant plus limitatives en largeur qu'en profondeur) mais aussi de l'intérêt essentiel d'appréhender l'enracinement en profondeur (nutrition et alimentation en eau).

Concernant la profondeur maximale d'enracinement, il existe une grande diversité entre les espèces. Ainsi, pour les terres cultivées, la profondeur maximale relevée est de 2.1 ± 0.2 m (Canadell, Jackson et al. 1996). En comparant des espèces dans des situations différentes, Hamblin (1985) conclut à un effet significatif du génotype sur la profondeur maximale d'enracinement.

Diverses données suggèrent que le système pivotant agit sur la porosité plus en profondeur alors que le système fasciculé a une action principalement localisée sur l'horizon supérieur. Cette action est liée à son mode d'enracinement plus en profondeur, présentant ainsi un potentiel de décompaction sur l'ensemble des horizons exploitables. Par exemple, dans une expérimentation, un nombre d'impacts racinaires 12 fois plus important à 1 mètre de profondeur a été rapporté pour un système pivotant comparé à un système fasciculé (Thorup-Kristensen 2001).

Ces différences entre systèmes pivotants et fasciculés invitent à considérer les espèces en fonction des effets de structuration désirés. Les délais et la zone du sol affectée par les racines sont les principaux critères de choix entre systèmes pivotants et fasciculés.

2.3 Les traits d'effet « annuel vs pérenne »

Le cycle de la plante (annuel ou pérenne) détermine la durée de vie et donc une période plus ou moins longue d'enracinement. Il conditionne la quantité de racines émises et, de ce fait, représente un déterminant important du volume total de porosités pouvant être créés (Cresswell and Kirkegaard 1995)

Une différenciation entre annuelles et pérennes a aussi été mise en évidence, par rapport aux stratégies d'acquisition et de conservation des ressources. Cela se traduit généralement par une différence de longueur spécifique des racines (SRL). Selon Roumet et al. (2006), les espèces annuelles présentent des longueurs racinaires spécifiques (SRL) et une colonisation mycorhizienne plus importantes que les plantes pérennes.

Les plantes annuelles et les plantes pérennes ont des traits spécifiques qui pourront être valorisés suivant les conditions d'utilisation : pour des effets à long terme on privilégiera les pérennes, et inversement les annuelles pour les effets à court terme.

Le tableau 2 présenté ci-dessous permet de comparer les valeurs relatives des traits en lien avec la classification et les groupes fonctionnels que nous avons présentés.

Classification (Angiospermes)	Dicotylédone		Monocotylédone	
Architecture racinaire	Système Pivotant		Système fasciculé	
Cycle	pérenne	annuel	pérenne	annuel
SRL	+	++	+++	++++
DRL	+		++++	
DRT	++++	++	+++	+
Diamètre moyen des racines	++++		+	
Diamètre de la coiffe des racines	++++		+	
Profondeur d'enracinement	++++	+++	++	+
Vitesse d'enracinement	+++	++++	+	++
Production d'exsudats	+		++++	

Tableau 2 : comparaisons des traits entre système pivotant et système fasciculé

3 Les variations des traits en relation avec l'environnement

En condition naturelle, divers auteurs s'accordent pour affirmer que les caractéristiques d'enracinement des différentes espèces dépendent fortement des conditions environnementales et en particulier celles d'ordre chimique et physique (Jackson and Caldwell 1989; Boot and Mensink 1990; Wright and McConnaughay 2002; Hodge 2004; Alameda, Anten et al. 2012; Ehrenfeld 2013). Aussi, pour comprendre les effets d'une plante sur la structure du sol, il faut considérer non seulement son système racinaire et la manière dont il réagit par rapport au sol, mais également les conditions qui jouent sur la croissance globale de la plante. L'installation d'un système racinaire se déroulant dans le temps, il doit faire face à des modifications de l'environnement qui ont des répercussions sur sa mise en place.

Face aux conditions inhérentes à la compacité, le système racinaire est très plastique (Pierret, Doussan et al. 2007; Chen and Weil 2010). Ainsi, selon le degré de compaction, le type de sol et la sévérité des stress, les racines exposées se comportent de différentes manières, amenant des effets variables, de l'augmentation à la diminution des rendements des cultures (Lipiec and Hatano 2003; Czyz 2004; Arvidsson and Håkansson 2014).

La plupart des traits racinaires est modifiée en présence d'une augmentation de la densité du sol ; le nombre et la longueur totale des racines diminuent et la teneur en matière sèche de la racine augmente (Panayiotopoulos, Papadopoulou et al. 1994). En contrepartie, une augmentation du diamètre des racines suivant une diminution de la SRL (Bengough and Mullins 1990) et l'émission de racines latérales sont observées.

Cette partie présente la variation des traits précédemment présentés en lien avec les modifications des conditions de compacité du sol.

3.1 La diminution de l'élongation des racines

La résistance à la pénétration du sol peut modifier significativement l'élongation (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992; Bengough, Croser et al. 1997; Groleau-Renaud, Plantureux et al. 1998; Czyz 2004; Lesturgez, Poss et al. 2004; Calonogo and Rosolem 2010; Chen and Weil 2010) et/ou l'épaisseur racinaire (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992; Bengough, Croser et al. 1997; Chen and Weil 2010). Ces évolutions sont à l'inverse de ce qui a été observé pour des conditions favorables à l'enracinement (Hodge 2004).

Ainsi, des diminutions de 50% pour le blé et de 79% pour le triticale des longueurs racinaires totales en condition de sol compacté de plein champ (Lipiec, Horn et al. 2012) et de 20% pour le pois (*Pisum sativum*) en passant de 0.05MPa à 1.5MPa de résistance à la pénétration (Croser, Bengough et al. 1999) sont rapportées. La croissance des racines principales (les plus grosses) est plus affectée que celle des rangs inférieurs (Thaler and Pages 1999; Bécel, Vercambre et al. 2012). Bingham (2003) montre que pour l'orge les racines séminales sont plus touchées que les latérales.

La diminution de l'élongation en sol compacté est associée à des modifications d'ordre anatomique des racines. Une invagination des racines, associée à une déformation des cellules du cortex (Lipiec, Horn et al. 2012) et une augmentation du diamètre des racines sont observées (Bengough, McKenzie et al. 2011; Lipiec, Horn et al. 2012). Néanmoins il existe une très forte variabilité de l'amplitude de ces effets en fonction des espèces (Materechera, Dexter et al. 1991) ; on note une augmentation de 132% de la surface de la section racinaire pour le seigle et de seulement 9% pour le blé (Lipiec, Horn et al. 2012).

3.2 L'augmentation du diamètre des racines

L'augmentation du diamètre des racines est liée à une augmentation en nombre et en taille des cellules du cortex en sol compacté comparativement à un sol non compacté (Goss and Russell 1980). Elles deviennent plus larges et plus courtes (Atwell 1993), avec une diminution notable de leur multiplication (Iijima, Higuchi et al. 2003). La production d'éthylène est fortement corrélée au métabolisme des racines en condition compactée (Sarquis, Jordan et al. 1991). Elle est à l'origine de l'augmentation du diamètre des racines (Kays, Nicklow et al. 1974).

Comme nous l'avons abordé précédemment, cette augmentation du diamètre permet à la racine de développer une force de pénétration plus importante en sol compacté. Une étude récente montre que ces racines plus épaisses sont aussi utilisées pour le prélèvement d'eau en condition compactée (Nosalewicz and Lipiec 2014).

3.3 L'émission de racines latérales

Certaines espèces développent un système racinaire composé de nombreuses racines fines en condition de sol compact (Rosolem, Foloni et al. 2002; Chen and Weil 2010). Ces racines fines croissent généralement de manière latérale (Chen and Weil 2010). Elles peuvent par moment pénétrer des zones compactées en passant par des zones craquelées (Materechera, Dexter et al. 1991; Clark, Whalley et al. 2003; Pierret, Doussan et al. 2007). Cela conduit à l'instauration d'une architecture pouvant être caractéristique. Ainsi, en condition de culture de la betterave en plein champ, Guerif (1996) a mis en évidence une ramification plus importante des racines dans les zones compactées.

Du point de vue anatomique, c'est une initiation de racines secondaires latérales à partir du point de résistance qui intervient (GOSS and RUSSELL 1980). Des auxines (ABA et éthylène) seraient impliquées dans les mécanismes intervenant en condition compactée (Hussain, Black et al. 1999; Anten, Casado-Garcia et al. 2006; Whalley, Clark et al. 2006). Lachno et al (1982), suivant des mesures de concentration en acide abscissique (ABA) et en acide indole acétique (AIA) au niveau de l'apex racinaire, trouvent des teneurs respectivement 2 et 3.5 fois supérieures à l'extrémité de l'apex (0-1mm) en condition de milieu compacté. Ils attribuent à ces composés hormonaux les modifications affectant les racines dans un sol compacté.

Plus récemment, des données probantes sur l'implication des auxines dans la croissance des jeunes organes sous contrainte mécanique ont été publiées (Nakayama, Smith et al. 2012). En particulier, l'initiation de racines latérales serait fortement « auxino-dépendante » (Péret, De Rybel et al. 2009). Une accumulation d'auxines au niveau des courbures des racines serait à l'origine de l'émission préférentielle de racines latérales dans cette zone (Laskowski, Grieneisen et al. 2008). L'émission de racines se fait sous contrainte mécanique ou sous effet gravitrophique (sous influence de la force gravitaire), par modification de la quantité d'auxine au niveau des cellules (Ditengou, Teale et al. 2008). Dans le cas d'*Arabidopsis*, la racine primaire contrôle la croissance des racines latérales par l'intermédiaire d'auxines, mais d'autres modes d'actions (sans auxine) impliquant la coiffe de la racine primaire seraient également impliqués (Wolverton, Ishikawa et al. 2002).

Les complexes, auxine (AIA)-cytokinine-éthylène (Aloni, Aloni et al. 2006) et auxine-cytokinine (Su, Liu et al. 2011), sont identifiés comme étant à la base de la régulation de la croissance racinaire. Leurs effets contrôlent la dominance apicale de la racine principale face à l'initiation de racines latérales ainsi que le comportement lié au gravitropisme. Les implications sont donc sensibles au niveau de l'architecture racinaire. Ainsi, l'éthylène agit en augmentant la mobilité des auxines, empêchant par là même leur accumulation localisée. Ce phénomène inhibe la formation de racines latérales (Lewis, Negi et al. 2011). Il serait prédominant en condition de sol non compacté.

De plus, la variation des taux d'éthylène et d'ABA dans la plante est considérée comme un symptôme de stress pouvant avoir des origines multiples : il peut s'agir de la compaction du sol, du manque d'eau ou des effets du climat (Morgan and Drew 1997). L'ABA serait directement impliqué dans la régulation stomatale tandis que l'éthylène inhiberait plus la croissance racinaire (Bohan, Powers et al. 2011). Cette propriété de l'éthylène sur l'inhibition de la formation de racines latérales et de l'élongation racinaire a été démontrée par Zhang, en condition de carence en potassium (Zhang, Wang et al. 2009).

L'émission de racines latérales est associée à la survenance de courbures sur la racine de rang supérieur induites soit mécaniquement en condition de sol compact, soit par géotropisme (Monshausen and Gilroy 2009). Ces racines sont d'ordre inférieur et donc plus aptes à pénétrer les porosités plus faibles. La faculté d'une espèce à émettre des racines latérales en sol compacté est à considérer comme un trait de réponse se traduisant par une diminution du diamètre racinaire pour une optimisation de l'enracinement.

3.4 La modification du ratio parties aériennes/parties souterraines

La totalité du système racinaire est difficilement accessible pour évaluer avec précision son envergure et sa masse. Cependant, l'acception allométrique (en opposition à isométrique) de la croissance de la plante permet d'utiliser certains paramètres de caractérisation (Kollmann, Dietz et al. 2004). En liaison, le ratio parties aériennes/parties souterraines est généralement proposé pour l'approcher (Mokany, Raison et al. 2006). Ce rapport est un indicateur de l'allocation des assimilats carbonés par la plante, en faveur des

racines ou de la partie aérienne, suivant un modèle « d'équilibre fonctionnel » (Poorter and Nagel 2000).

Des modifications de cette allocation interviennent dans diverses conditions et témoignent souvent d'un comportement adaptatif de la plante à des conditions de stress. La disponibilité limitée en ressources minérales (Poorter and Nagel 2000), en particulier en azote (Peuke, Hartung et al. 1994; Berendse and Möller 2009) et en phosphore (Fredeen, Rao et al. 1989; Cakmak I 1994) est souvent reconnue comme étant à l'origine d'une augmentation de la masse racinaire par rapport à la masse de la partie aérienne. Selon Marschner et al (1996), la répartition des assimilats est nettement dépendante du renouvellement de certains minéraux dans les feuilles. Leur carence perturbe le flux des produits de la photosynthèse dans le phloème, provoquant une accumulation au niveau des racines. Passioura (2002) avance que la réponse de la plante aux conditions adverses du sol ne se résume pas seulement à la capacité des racines à capter l'eau et les nutriments. Comme Geng Xu et al (2012), il évoque l'existence d'un phénomène complexe pouvant impliquer un réseau hormonal entre autres facteurs.

Même-si la compaction du sol n'agit directement que sur une partie minime du système racinaire, les effets se révèlent au niveau de tous les organes de la plante (Cook, Marriott et al. 1996; Geng, Xu et al. 2012), et cela particulièrement au niveau de l'architecture racinaire globale (Tardieu 1994). Cependant, l'amplitude de l'effet demeure très variable d'une espèce à l'autre. Par ailleurs, les effets d'un sol compacté sur la morphologie et la physiologie de la racine sont amplifiés avec le temps (Boeuf-Tremblay, Plantureux et al. 1995).

Il faut cependant noter qu'en lien avec l'hétérogénéité structurale du sol, l'altération du système racinaire est rarement généralisée. Des phénomènes de compensation modifient l'allocation des ressources et conduisent au développement préférentiel des organes racinaires non soumis au stress de la compaction (Unger and Kaspar 1994). Dans certains cas, si les conditions permettent une alimentation suffisante en eau et en éléments minéraux, la partie aérienne peut présenter une croissance normale (Taylor and Brar 1991).

Une certaine correspondance peut être établie entre la modification du ratio parties aériennes/parties souterraines et la compaction du sol, en raison de l'implication de ce dernier dans la disponibilité des éléments nutritifs pour les racines. On peut donc penser que, dans un sol compacté où l'accès aux nutriments est contraint, le ratio parties aériennes/parties souterraines sera plus faible. Mais, ce ratio n'implique pas forcément plus de racines (faible croissance relative de la partie aérienne), et donc le potentiel en termes de structuration du sol n'est pas évident.

Cette apparente adaptabilité aux modifications des propriétés physiques et chimiques du sol, résulte de la modification de certains traits. On parle dans ce cas de plasticité des traits fonctionnels.

3.5 Aspects relatifs aux espèces

En tout état de cause, si dans la plupart des cas, des conditions défavorables de croissance et de fonctionnement des racines induisent des comportements de conservation qui inhibent la croissance des parties aériennes (Geng, Xu et al. 2012), les résultats expérimentaux montrent que les plantes ne réagissent pas toutes de la même manière. Pour certaines espèces, les modifications du système racinaire dues au tassement du sol peuvent ne pas avoir d'influence directe sur la croissance de la tige (Goodman and Ennos 1999) ou sur le rendement en tubercule comme en témoigne le cas du manioc (*Manihot esculenta*), (Maduakor 1993; Fasinmirin and Reichert 2011). Cela montre une certaine adaptabilité des espèces face aux modifications des conditions du sol et de leur environnement (Rajaram and Erbach 1999).

Ainsi, la croissance racinaire peut être restreinte selon le degré de compaction en fonction des espèces (Materechera, Dexter et al. 1991; Chen and Weil 2010). Certaines espèces compensent un faible volume d'exploration des racines et une baisse du taux de ramification en accroissant la production de poils absorbants, afin de maintenir leur capacité d'absorption de l'eau et des nutriments proche de la normale en vue de suivre le rythme de croissance de la plante (Guenni, Marin et al. 2002; Mickovski and Sciences 2002; Tracy, Black et al. 2011). Cette tendance a été observée chez des espèces de pays tempérés (Mickovski and Sciences 2002).

D'autres espèces comme l'orge peuvent compenser par une augmentation de la densité des racines au niveau des zones de moindre compaction. Dans les mêmes conditions expérimentales, le blé n'a pas montré ce comportement (Bingham and Bengough 2003). Toujours pour l'orge, McKenzie (2009), dans une expérimentation avec divers génotypes et un contrôle de la porosité, montra que les racines exploitaient ces ressources en lien avec la porosité accessible et que les variations observées n'étaient pas liées au génotype.

Ces comportements intra et inter spécifiques se révèlent très variables et impliquent certainement des aptitudes en lien avec l'adaptation au milieu.

4 Conclusion

Certaines espèces montrent des aptitudes plus favorables que d'autres à la décompaction des sols. Elles possèdent des traits racinaires capables de modifier la structure du sol. Ce sont des traits d'effet directs et/ou indirects impliquant des processus physiques ou physiologiques qui sont globalement connus. Ils constituent ainsi, des traits caractéristiques pouvant permettre une ségrégation des espèces.

A cela, s'ajoutent des types d'architectures racinaires en lien avec la classification soit en tant que monocotylédone, soit en tant que dicotylédone. Ces derniers ont des caractéristiques racinaires, comme le diamètre et la profondeur d'exploration des racines, qui les rendent comparativement plus efficaces pour la structuration du sol.

Par ailleurs, les conditions d'environnement conditionnent le comportement racinaire des espèces en lien avec leur adaptation. Par conséquent, elles impactent l'amplitude des effets sur la structuration.

En définitive, les caractéristiques du système racinaire, reconnues comme la résultante d'interactions entre la plante et son milieu (Wright and McConnaughay 2002; Monshausen and Gilroy 2009; Ingram and Malamy 2010; Lipiec, Horn et al. 2012) combinées à des caractéristiques génétiques, discriminent les espèces quant à leur capacité à agir sur la structuration du sol. Il apparaît évident que les « performances racinaires » à l'instauration de porosités dans le sol sont conditionnées par le niveau d'adaptation de l'espèce au milieu considéré.

Différents traits permettent d'identifier les espèces aptes à pénétrer les sols compactés. Les traits en lien avec la morphologie et la physiologie se révèlent les plus impliqués pour la structuration des sols compactés. L'évaluation de ces traits doit inclure la composante plante-milieu en termes d'adaptation. En ce sens, les filtres établis par des conditions de milieux compactés doivent permettre une première sélection des espèces d'intérêt pour la décompaction. Ainsi, dans un contexte donné, l'identification de situations de sols compacts en relation avec la présence de certaines espèces doit être la première étape à la sélection d'espèces présentant des traits favorables pour la structuration du sol.

Chapitre 2 :

Comparaison et évaluation des traits
d'effet et des traits de réponse de 9
espèces de plantes de service en
situation de sol compacté et de sol
ameubli.

Chapitre 2 : Comparaison et évaluation des traits d'effet et des traits de réponse de 9 espèces de plantes de service en situation de sol compacté et de sol ameubli.

Introduction

L'étude comportementale d'enracinement d'espèces en milieu compacté présente un champ de recherche d'intérêt visant à comprendre et à optimiser le prélèvement des ressources disponibles dans le sol. Que ce soit pour l'eau ou pour les éléments nutritifs, les implications sont majeures dans un contexte de pénurie, de préservation des ressources naturelles et de protection de l'environnement.

La compaction du sol influe sur la croissance des plantes à travers des modifications de traits d'ordre anatomique, morphologique et fonctionnel (Waisel, Eshel et al. 2002; Lipiec and Hatano 2003). Les traits de réponse du système racinaire varient en fonction de l'espèce et du degré de compaction (Czyz 2004). La croissance racinaire peut être restreinte selon le niveau de compaction en relation avec l'espèce (Materechera, Dexter et al. 1991; Chen and Weil 2010). Des modifications morphologiques et/ou anatomiques des racines selon la texture du sol (Salako, Hauser et al. 2001; Mickovski and Sciences 2002; Tracy, Black et al. 2011) et selon le « vécu » de la plante (Roumet, Urcelay et al. 2006) sont observées.

Face à la compaction, certaines espèces présentent des traits fonctionnels favorables à la pénétration du sol. Cela peut se traduire par une modification significative de l'élongation (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992; Czyz 2004; Lesturgez, Poss et al. 2004; Calonago and Rosolem 2010; Chen and Weil 2010) et/ou du diamètre (lié à la rigidité) des racines (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992; Chen and Weil 2010), par le développement d'un système racinaire composé de nombreuses racines fines (Rosolem, Foloni et al. 2002; Chen and Weil 2010) ou de racines plus épaisses capables de mieux pénétrer les sols « robustes » (Materechera, Alston et al. 1992). De plus, la diminution des volumes d'exploration des systèmes racinaires, engendrée par la compaction, conduit à une augmentation de la production de poils absorbants afin de maintenir un taux d'absorption de l'eau et de nutriments proche de la normale et permettre à la plante de poursuivre sa croissance (Guenni, Marin et al. 2002; Mickovski and Sciences 2002; Tracy, Black et al. 2011).

Par ailleurs, l'architecture du système racinaire présente des caractères importants pouvant traduire le comportement d'enracinement. Elle est d'ordre principalement génétique (Mokany, Raison et al. 2006) et est globalement liée à la classe d'appartenance au sein des angiospermes. On distingue ainsi les monocotylédones des dicotylédones (Maina, Brown et al. 2002), avec respectivement des systèmes racinaires présentant une architecture fasciculée et pivotante (Ennos 2000; Hochholdinger, Park et al. 2004; Roumet, Urcelay et al. 2006). Entre ces deux types il existe un très grand nombre de types intermédiaires, y compris entre espèces issues d'une même classe (Ennos 2000).

De plus, des différences notables peuvent aussi exister entre les variétés d'une même espèce au regard de leur comportement racinaire et de leur faculté à pénétrer un sol compact (Greenland and Pereira 1977).

Hors considération génétique, l'architecture racinaire est un trait fortement influencé par les facteurs environnementaux, et principalement ceux liés au sol (Messing, Iwald et al. 2005; Osmont, Sibout et al. 2007). Au-delà de la compaction, la disponibilité en ressources nutritives est aussi à l'origine de la répartition spatiale des racines. Selon une classification basique établie par Fitter (1991), un sol pauvre favorise une topologie racinaire de type monopodial alors que dans un sol riche le type sympodial serait avantageux (Bajracharya and Lal 1999). Cette théorie est fondée sur la concurrence entre les individus pour l'accès aux ressources (Gregory 2006).

Par conséquent, certaines espèces présentent des aptitudes particulières à la pénétration des sols compactés. Il est nécessaire de les identifier et de les évaluer vis-à-vis de ces potentialités ; l'objectif principal étant de les utiliser dans les milieux contraints pour une meilleure exploitation des ressources. Cela passe soit par une utilisation directe (espèces d'intérêt économique), soit par une utilisation indirecte par diverses voies. Il peut s'agir d'intégration dans des schémas d'amélioration génétique ou dans des systèmes de culture innovants. C'est dans cette dernière configuration que notre étude s'inscrit. Elle se propose de comparer neuf espèces tropicales vis-à-vis de leur capacité à pénétrer un sol compacté, dans le but de proposer une espèce capable de structurer un sol compacté pour la culture de l'ananas (*Ananas comosus*), avec un minimum de travail du sol. C'est une espèce qui exige un sol bien structuré en rapport avec un système racinaire présenté comme fragile, sensible aux conditions d'asphyxie et de compaction et non pénétrante (Raffaillac, Ricaud et al. 1978; Py, Lacoëuilhe et al. 1991).

Les espèces étudiées sont, pour la plupart, déjà utilisées ou connues pour fournir des services agro-systémiques. Mais, pour la majorité d'entre elles, aucune évaluation de leur potentiel de décompaction n'a été produite, et de manière concomitante, une appréciation comparative fait défaut pour permettre un choix raisonné pour leur utilisation dans ce cadre. Elles ont été choisies pour leurs phénotypes contrastés parmi un ensemble de plantes effectivement utilisables comme plantes de service en agriculture. Elles ont par ailleurs déjà fait l'objet, pour la plupart, d'un certain nombre d'évaluations sur leur enracinement. Les caractéristiques et les principaux résultats de ces études sont résumés ci-après.

- *Arachis pintoï* est une légumineuse pérenne qui a la particularité de croître par stolon (Grof 1985). Il croît très en profondeur quand il s'agit d'une graine germée comparée à une bouture. La nature du sol influence sa croissance, plus importante sur sol argileux que sur sol sableux (Baruch and Fisher 1996). Plante fixatrice d'azote, *A. pintoï* tolère les sols à faible fertilité, acides, légers et n'apprécie pas les sols lourds (Cirad, Gret et al. 2002).
- *Crotalaria juncea* est une légumineuse annuelle à croissance rapide (Rotar and Joy 1983). C'est une espèce qui produit des composés toxiques comme les alcaloïdes (Adams and Gianturco 1956; Colegate, Gardner et al. 2012) pour certains nématodes

phytoparasites, et qui montre un effet dépressif sur les populations de *Rotylenchulus reniformis* (Wang, Sipes et al. 2001; Wang, Sipes et al. 2002). *Rotylenchulus reniformis* est l'un des principaux nématodes parasites présents en culture d'ananas (Sipes, Caswell-Chen et al. 2005). Selon Rosolem et Calonago (2010), *Crotalaria juncea* n'aurait pas d'effet améliorant la porosité du sol; le système racinaire resterait en surface lorsqu'il rencontre une zone compactée. Néanmoins, nous l'avons sélectionné pour notre étude à cause de ses propriétés envers les nématodes, mais aussi parce que les caractéristiques d'enracinement sont variables suivant les contextes environnementaux, et qu'elles peuvent donc se révéler plus favorables dans nos conditions (cf. chapitre I).

- *Stylosanthes guianensis* est une légumineuse pérenne. La littérature fournit des données relatives à deux espèces de *Stylosanthes*. La première, *Stylosanthes hamata*, semble avoir une capacité à améliorer la porosité des sols en créant des macropores verticaux après une durée de culture d'un peu plus d'un an (Lesturgez, Poss et al. 2004). La seconde, *Stylosanthes guianensis*, a aussi fait l'objet de certaines recherches. Sa production de biomasse est fortement augmentée (+ 49%) par un sous solage, qui favorise un enracinement profond et rapide (Poss, Noble et al. 2008). Cela démontre une certaine sensibilité à la compaction du sol. C'est une espèce fixatrice d'azote qui, dans de bonnes conditions (sol et pluviométrie), peut fixer 25 à 45 kg de N par ha (Becker 1998). Un enrichissement du sol en azote, bénéfique à la culture de l'ananas, a aussi été rapporté pour une culture en rotation (Godefroy 1969). Elle possède des propriétés allélopathiques qui inhibent la germination et la croissance des adventices (Hong, NH et al. 2006), notamment en riziculture (diminution de 80% de la biomasse des adventices), avec un apport de 1t/ha de matière fraîche des parties aériennes (Dang Khanh, Huu Hong et al. 2005).
- *Eleusine coracana* est une graminée annuelle de cycle court à moyen. C'est aussi une céréale de base de l'alimentation en Inde du sud (Usha and Chandra 1998). Elle est fixatrice d'azote : 40kgN/ha en moyenne (Upadhyaya, Hegde et al. 1986). Son système racinaire de type fasciculé, présenté comme fibreux et « exceptionnellement puissant », permet de décompacter le sol et de lui donner une bonne macroporosité (<http://agroecologie.cirad.fr/>).
- *Cajanus cajan* est une légumineuse arbustive pluriannuelle à pérenne. Elle se caractérise par des racines pouvant aller jusqu'à 2 m de profondeur, peu nombreuses (le ratio partie aérienne / racine est de 4/1) et dont les $\frac{3}{4}$ se trouvent à moins de 30 cm de profondeur (Sheldrake and Narayanan 1979). Dans une expérimentation, sa culture comme précédent a permis une augmentation de 57% de la récolte de maïs comparée à une jachère naturelle; la fourniture d'azote fixé (estimée à 38-49 kg/ha) serait à l'origine de cet effet (Kumar Rao, Dart et al. 1983). Elle s'établit sur un sol bien drainé (Cirad, Gret et al. 2002).
- *Pueraria phaseoloides* est une légumineuse volubile pluriannuelle à pérenne. Elle est utilisée comme plante de couverture ou en jachère comme pour le maïs (Hauser, Henrot et al. 2002). En culture avec l'hévéa, des phénomènes de transfert de nutriments (phosphore et azote) du *Pueraria* vers l'hévéa ont été mis en évidence par

exsudation racinaire et minéralisation (Ikram, Jensen et al. 1994). Elle peut fixer de 150 à 250 kg N par ha pour 4 à 8 mois de croissance (jusqu'à 87% d'N d'origine atmosphérique en condition de P et K non limitantes). Elle a un enracinement profond (autour de 2m) qui lui permet de résister à de longues périodes de sécheresse (5 à 7 mois). Elle est favorable au maintien de la matière organique dans le sol et à une activité biologique importante comparée à une jachère naturelle (Tian, Hauser et al. 2001; Koutika, Hauser et al. 2004).

- *Cynodon dactylon* est une graminée pérenne qui présente une croissance par stolon aérien (Dong and de Kroon 1994) . C'est une espèce adventice fortement compétitive de nombreuses cultures (Akobundu 1987; Barbour MG 1987); en condition expérimentale, des baisses de production de matière sèche de l'ordre de 70% pour le maïs, et de 44% à 52% pour le soja, la fève et le blé, ont été observées (Juraimi, Drennan et al. 2005). Elle est naturellement tolérante aux sols à forte salinité. Cela témoigne d'une capacité génétique qui lui permet de résister à des stress thermiques, salins ou hydriques (Hameed, Ashraf et al. 2010).
- *Brachiaria decumbens* est une graminée pérenne qui présente une croissance par stolon. Elle est essentiellement utilisée comme espèce fourragère en zone tropicale humide (Loch 1977) . C'est une espèce très compétitive, considérée comme invasive au Brésil, qui présente une activité anti germinative sur certaines espèces via des effets allélopathiques (Barbosa, Pivello et al. 2008). Sa croissance est peu affectée par des périodes sèches, 80% de sa masse racinaire est à moins de 30 cm de profondeur, mais elle serait tout de même capable de pénétrer le sol jusqu'à 90cm (Guenni, Marin et al. 2002).

Pour juger du potentiel de structuration de ces neuf plantes de services, nous comparerons leur comportement d'enracinement en étudiant, sur des plantes isolées cultivées en sol compacté et en sol ameubli, les variations d'un ensemble de traits racinaires que nous avons définis dans le chapitre précédent.

Les valeurs des traits sont aussi en relation avec l'appartenance à des « groupes fonctionnels », qui sont i) le type d'architecture racinaire, fasciculé/pivotant et ii) la durée de vie de la plante, annuel/pérenne. Nous proposons de tester aussi les effets de l'appartenance des espèces étudiées à ces groupes, sur les valeurs des traits.

Nous faisons l'hypothèse que plus une espèce maintient une forte colonisation racinaire dans un sol compact et plus elle est susceptible d'en améliorer la structure.

1 Matériel et méthode

1.1 Le site de l'étude

L'étude a été menée sur la station expérimentale du CIRAD, dans la région de Capesterre-Belle-Eau (16° 03' N, 61° 34' W ; alt. 250m) en Guadeloupe. Le sol est d'origine volcanique de type Andosol selon la classification FAO (1998). La pluviométrie annuelle est de l'ordre de 3500 mm et les températures moyennes mensuelles varient de 21°C à 25 °C.

1.2 Le dispositif expérimental

L'expérimentation qui s'est déroulée de novembre 2011 à mai 2012 a été mise en place sur une parcelle en jachère d'environ 1 200m². Celle-ci a été subdivisée en quatre blocs de 18 parcelles élémentaires de 4m x 4m (soit 72 parcelles élémentaires de 16 m²), séparées par des bandes enherbées de 2 mètres de large régulièrement fauchées. Les deux traitements testés, sol travaillé (ST) et sol compacté (SC), ont été affectés par tirage aléatoire aux différentes parcelles élémentaires de chaque bloc. Les parcelles affectées en ST ont été traitées à la rotobèche en condition de sol ressuyé pour créer dans l'horizon 0-40 cm une structure du sol favorable. Les parcelles affectées en SC ont été compactées par un roulage « roue dans roue » (compaction de toute la surface), au tracteur alourdi par la rotobèche portée.

L'implantation des parcelles a été précédée par un traitement herbicide (Glyphosate - sel de di ammonium - à 360 g/l de matière active). A chaque traitement ST et SC des parcelles élémentaires d'un bloc, a été attribuée une espèce de manière aléatoire. Les espèces ont été directement semées sur place, au centre de la parcelle élémentaire, à raison de trois graines par poquet, dans de petites ouvertures peu profondes sur sol nu au mois de novembre 2011 (semaine 47/48). Après installation et éclaircissage (3 à 4 semaines après le semis), un plant (le plus développé) a été gardé par parcelle élémentaire.

Les 9 espèces sont : *Arachis pintoï* (abréviation **Ap**) Krap. & Greg, *Brachiaria decumbens* (abréviation **Bd**) Stapf, *Cajanus cajan* (abréviation **Cc**) (L.) Millsp., *Crotalaria juncea* (abréviation **Cj**) (L.), *Cynodon dactylon* (abréviation **Cd**) (L.) Pers., *Eleusine coracana* (abréviation **Ec**) (L.) Gaertn., *Pueraria phaseoloides* (abréviation **Pp**) (Roxb.) Benth, *Zea mays* (le maïs, abréviation **Zm**) (L.) et *Stylosanthes guianensis* (abréviation **Sg**) (Aubl.) Sw.

L'entretien des parcelles a été réalisé à la main pour éviter toute mise en concurrence avec des adventices et pour prévenir les effets sur la structure du sol d'une intervention mécanique.

1.3 La récolte des données

1.3.1 Les mesures sur le sol

1.3.1.1 Les caractéristiques chimiques

Des prélèvements ont été effectués pour les deux traitements (ST et SC), afin de constituer des échantillons composites. Un plantoir à bulbe a été utilisé, permettant une profondeur d'échantillonnage de 10 cm à partir de la surface.

1.3.1.2 L'indice des vides (e)

Les mesures ont été réalisées à partir des échantillons de sol (cube métallique de 10cm x10cm x10cm soit 1000cm³), prélevés au niveau des profils pour évaluer le système racinaire. La terre fraîche a été pesée, mise en étuve à 105°C pendant 48h et pesée à nouveau. La densité apparente, correspondant à la masse sèche par unité de volume de sol en place (en g/cm³), a été déduite des mesures (Campbell, Soane et al. 1994), puis l'indice des vides (e) a été calculé à partir de la formule - d'après Hénin (1977) - suivante :

$$(e) = \frac{Dr - Da}{Da}$$

Avec Dr pour la densité réelle et Da pour la densité apparente. Pour les sols étudiés la valeur de 2.41 a été retenue pour Dr (Dorel, Roger-Estrade et al. 2000).

1.3.2 Les mesures sur les plantes

Les observations ont été réalisées en fonction des longueurs de cycle. Les espèces annuelles à cycle court, comme *Crotalaria juncea*, *Eleusine coracana* et le maïs, ont eu un cycle de 67 jours environ dans les conditions de l'expérimentation. Pour ces espèces, les mesures ont été réalisées à la floraison. Pour les autres espèces, au cycle pérenne ou pluriannuel, i.e. *Arachis pintoï*, *Brachiaria decumbens*, *Pueraria phaseoloides*, *Stylosanthes guianensis* et *Cajanus cajan*, les mesures ont été réalisées dans un délai de six mois après le semis.

1.3.2.1 Le système aérien

Le poids sec des parties aériennes a été déterminé après séchage à l'étuve à 70°C jusqu'à l'obtention d'un poids constant. Pour les plantes trop volumineuses, une aliquote représentative de 100 à 200 g de la plante a été prélevée, pesée et mise en étuve. A la sortie de l'étuve, les échantillons ont été de nouveau pesés pour déterminer la teneur en eau globale de la biomasse aérienne.

1.3.2.2 Le système racinaire

La distribution des racines a été évaluée par le relevé des impacts racinaires sur des profils de sol verticaux et horizontaux. Pour le profil vertical, une tranchée a été creusée à 10 cm environ de la plante. Pour le profil horizontal, le sol de surface a été décapé sur 10 cm de profondeur. Les impacts racinaires ont été relevés sur une grille de 1m x0.6m (largeur x hauteur), subdivisée en mailles carrés de 10 cm² (Kucke, Schmid et al. 1995).

Parallèlement aux mesures effectuées sur les profils, deux cubes de sol de 1000 cm³ ont été prélevés, dans la couche de sol de 0-10 cm à 10 cm de part et d'autre du pied de

chaque plante. Les racines ont été extraites manuellement au laboratoire puis lavées. Les racines ont été ensuite scannées en nuance de gris, au scan EPSON TWAIN PRO (32bit). Elles ont été mises à l'étuve pendant 10 jours à 70°C, puis elles ont été pesées pour déterminer la densité racinaire (« biomasse » sèche racinaire par unité de volume de sol).

Le logiciel Winrhizo est utilisé pour scanner et analyser la morphologie racinaire. Ce produit de Regent Instruments Inc. permet d'évaluer la morphologie racinaire, en précisant la longueur, la surface et le diamètre des racines. Il permet ainsi d'obtenir une répartition de la longueur par classe de diamètre, de même que la topologie des racines. De plus, des valeurs de volume racinaire sont calculées à partir des longueurs et des diamètres racinaires. Les choix des paramètres sont les suivants : 400 dpi pour la résolution de l'image et scan « grey level », qui sont des paramètres par défaut. Les scans de racines sont analysés par le logiciel WinRhizo. Afin d'affiner l'analyse, un filtre est paramétré pour supprimer les éléments de taille égale ou inférieure à 0,1 μm . Les particules plus grosses pouvant être confondues avec les racines sont supprimées à l'aide d'outils « dessins ». Les valeurs numériques sont calculées et répertoriées dans un fichier au format .xls par le logiciel.

1.3.2.3 Les traits observés

Nous avons abordés et définis dans la première partie de ce travail les principaux traits racinaires susceptibles d'agir sur la structuration du sol de manière directe ou indirecte. Nous proposons de les utiliser pour comparer les espèces entre elles.

Les traits que nous avons observés pour cette expérimentation sont :

- La densité de longueur racinaire (DRL), *i.e.* la longueur de racines par unité de volume de sol exprimée en m/m^3 ,
- la longueur racinaire spécifique (SRL), *i.e.* la longueur de racines en cm par gramme de matière sèche, exprimée en cm/g ,
- la densité de tissu racinaire (RTD), *i.e.* le rapport entre le poids sec et le volume des racines, exprimé en g/cm^3 ,
- le diamètre des racines, exprimé en mm, et le regroupement en 2 classes (< 0.5mm, et >0.3). Ces deux classes sont les plus discriminantes sur le diamètre des racines suivant nos données.
- le poids des racines, exprimé en g,
- le volume des racines, exprimé en cm^3 ,
- le nombre et la répartition des impacts racinaires sur les profils horizontaux et verticaux,
- la profondeur maximale d'enracinement (DVmax) correspond à la distance maximale relevée entre le pied et un impact racinaire sur le profil vertical, exprimée en cm,
- la distance maximale d'enracinement (DHmax) correspond à la distance maximale relevée entre le pied et un impact racinaire sur le profil horizontal, exprimée en cm,
- la proportion de surface unitaire d'observation (10cm x 10cm) sur le profil ayant au moins un impact racinaire ; cette donnée est désignée par le SIR (SIRv pour profil vertical et SIRh pour le profil horizontal) et est exprimée en %.

Pour tester les effets de l'appartenance aux « groupes fonctionnels » que sont i) le type d'architecture racinaire (fasciculé/pivotant), ii) la durée de vie de la plante (annuel/pérenne), sur la valeur des traits, nous avons procédé à une classification des espèces étudiées. Les observations menées sur le terrain, complétées par des données de la littérature, nous permettent de proposer la classification suivante (*tableau 3*).

<i>Espèce</i>	<i>Type d'architecture racinaire</i>	<i>Type de cycle</i>
<i>Arachis pintoï</i>	<i>Pivotant</i>	<i>Pérenne ou pluriannuel</i>
<i>Cajanus cajan</i>		
<i>Pueraria phaseoloides</i>		
<i>Stylosanthes guianensis</i>		
<i>Crotalaria juncea</i>		
<i>maïs</i>	<i>Fasciculé</i>	<i>Annuel court</i>
<i>Eleusine coracana</i>		
<i>Brachiaria decumben,</i>		<i>Pérenne</i>
<i>Cynodon dactylon</i>		

Tableau 3 : Types d'architecture racinaire et longueurs de cycles des espèces

Pour l'analyse des données, chaque valeur des traits racinaires des espèces d'un même groupe fonctionnel a été considérée comme une observation pour le groupe fonctionnel.

1.4 L'analyse et le traitement statistique des données

Les analyses statistiques des données ont été exécutées sur le logiciel d'analyse statistique R (R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http : //www.R-project.org/.](http://www.R-project.org/)).

La normalité de distribution des données a été testée pour toutes les variables à l'aide du test Shapiro-Wilk. Pour les données présentant une distribution paramétrique, des analyses de variance (ANOVA) ont été utilisées pour tester l'effet des facteurs, ou des tests t pour comparer les moyennes. Dans le cas contraire, des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont été effectués pour les effets facteurs et le test de Wilcoxon pour la comparaison de moyennes. Lorsqu'une différence significative a été établie, le test de comparaisons multiples par paire HSD de Tukey a été réalisé (dans le cas d'une ANOVA à un facteur), ou le test de comparaisons multiples par paire réalisé avec «kruskalmc» du package «pgirmess» de R (dans le cas d'un test de Kruskal-Wallis). Des tests de Scheirer-Ray-Hare (équivalent ANOVA à deux facteurs avec répétition pour données à distribution non paramétrique) ont été utilisés pour analyser les interactions entre les facteurs. Le seuil de significativité testé est tel que $p \leq 5\%$. Les conditions de normalité et d'égalité des variances n'ont généralement pas été validées pour la plupart des séries de données analysées : en cause le faible nombre d'individu observé par traitement pour chaque espèce ($n \leq 4$) et des

variations d'écarts type trop importantes. La majorité des tests utilisés est par conséquent non paramétrique.

Nous avons testé l'effet sur la valeur des traits racinaires i) du traitement compactage/travail du sol, ii) de l'espèce et iii) de l'appartenance aux « groupes fonctionnels » (annuel/pérenne, fasciculé/ pivotant). Nous avons aussi testé les interactions entre ces facteurs sur la valeur des traits racinaires. Aucun effet d'interactions entre facteurs n'a été trouvé sur la valeur des traits. Cet aspect des analyses ne sera donc plus mentionné. Pour déterminer les liaisons possibles entre les traits, nous avons calculé des coefficients de corrélation de Spearman (*rho*) entre les variables (données non paramétriques). Les moyennes mentionnées sont suivies par leur coefficient de variation (Moyenne \pm CV). Les représentations graphiques utilisent l'erreur standard comme barre d'erreur. Le tableau 4 présente les tests utilisés en fonction des variables et des facteurs.

	Tests effets	Tests de comparaison des effets			
		Inter esp.	Intra esp.	Ann./pér.	Fas./piv.
Niveau:	ST x SC	ST et SC	ST x SC	ST x SC	ST x SC
Variables racines:					
Poids (g)	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Volume (cm ³)	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Diamètre (mm)	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
SRL (m/g)	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
DLR (m/m ³)	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
RTD (g/cm ³)	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Classe diamètre racines <0.5mm	ANOVA	ANOVA	Wilcoxon	Test t	Test t
Classe diamètre racines >3mm	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Nb. Impacts profil horizontal	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Nb. Impacts profil vertical	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Profondeur max. racines	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Distance max. racines					
Distrib. impacts profil vertical	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Distrib. impacts profil horizontal	Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	Wilcoxon	Wilcoxon	Wilcoxon
Sol					

2 Résultats

2.1 Les propriétés chimiques et physiques du sol

2.1.1 Les propriétés chimiques

L'analyse chimique du sol révèle que les teneurs en certains éléments sont plus importantes en condition de sol compacté (*tableau 5*). En particulier, le phosphore assimilable, le magnésium et le calcium ont des valeurs supérieures de 60%, de 50 % et de 30 % respectivement. La nature composite des échantillons ne nous permet pas de connaître la significativité de ces variations. Cette évolution peut s'expliquer par le travail du sol. La localisation initiale en surface des éléments a été modifiée par une action de dispersion sur le profil travaillé suite au travail mécanique à la rotobèche. Son effet disperse et diminue ainsi les teneurs de ces minéraux dans l'horizon de surface. Cette différence de teneur en nutriments peut avoir influé sur la distribution et la morphologie des racines. Nous en tiendrons compte lors de la discussion.

2.1.2 Les propriétés physiques

Les indices des vides du sol obtenus pour les traitements sont de $2.26 \pm 0,07$ en parcelle travaillée et $1.62 \pm 0,09$ dans la parcelle compactée. Ces indices sont significativement différents ($p < 2.2e-16$; $n=144$). Les effets des traitements seront donc assimilés aux effets de l'indice des vides du sol sur les traits racinaires pour les tests statistiques et l'analyse des données.

Traitement	Sol compacté	Sol travaillé	SC/ST
<i>pH - Calcimétrie</i>			
pH eau	5,42	5,38	1,0
<i>Matière Organique</i>			
Matière organique (%)	6,34	5,66	1,1
Carbone organique (%)	3,68	3,28	1,1
Azote total (%)	3,71	3,23	1,1
C/N	9,92	10,16	1,0
<i>Phosphore (exprimé en P)</i>			
Phosphore assimilable Olsen (mg/kg)	4,60	2,80	1,6
<i>Complexe d'échange - Acétate</i>			
Ca éch (me/100g)	2,12	1,60	1,3
Mg éch (me/100g)	0,95	0,63	1,5
K éch (me/100g)	0,77	0,67	1,1
Na éch (me/100g)	0,17	0,19	0,9
Somme (me/100g)	4,01	3,09	1,3
CEC (me/100g)	27,10	27,17	1,0
TS (me/100g)	14,79	11,37	1,3

Tableau 5 : Caractéristiques chimiques du sol après traitements et avant plantation (horizon 0-10cm)

2.2 Le poids des racines

La masse des racines (*figure 2*) est significativement plus importante en sol compacté : 0.19 ± 2 en ST pour 0.41 ± 1.6 en SC ($p=0.000$). Le comportement des espèces diffère face à la compaction du sol. Ec, Pp, Sg et Zm, montrent peu de variations, alors que Ap, Bd, Cc, Cd et Cj affichent des augmentations (130%, 2011%, 71%, 566%, 68% respectivement), significatives seulement pour Ap ($p=0.030$) et Cd ($p=0.003$).

En sol travaillé, Ec a un poids de racines significativement inférieur à Pp et à Sg, il n'y a pas différence avec et entre les autres espèces ($p=0.002$). En sol compacté, les espèces ne se différencient pas pour le poids des racines ($p=0.115$).

Il existe une différence significative ($p = 6.07e-06$) entre le poids des racines des fasciculés (0.18 ± 2.89) avec celui des pivotants (0.39 ± 1.49). La compaction du sol provoque une augmentation de 708% significative pour les fasciculés ($p=0.004$) et de 57%, significative ($p=0.028$) pour les pivotants.

Le poids des racines est aussi lié à la durée de vie de la plante. Les annuelles ont un poids de racine plus faible que les pérennes (0.27 ± 2.1 contre 0.32 ± 1.77). Cette différence est significative ($p=0.002$). La compaction du sol provoque une augmentation du poids pour les deux. Cette augmentation n'est significative que pour les pérennes ($p=0.002$).

2.3 Le volume des racines

Le volume des racines (*figure 2*) est significativement plus important en sol compacté, 0.39 ± 1.13 et ST contre 0.80 ± 1.3 en SC ($p=0.000$).

Le compactage provoque une augmentation du volume des racines pour toutes les espèces, sauf pour Ec où le compactage provoque une diminution de 20% du volume racinaire, non significative ($p=0.343$). Les augmentations observées (Ap (53%), Bd (3166%), Cc (210%), Cd (17%), Cj (95%), Pp (32%), Sg (124%), Zm (197%)), ne sont significatives que pour Cc ($p=0.035$) et Zm ($p=0.032$).

Il n'y a pas de différence de volume des racines entre les espèces, en sol travaillé ($p=0.229$) et en sol compacté ($p=0.09$).

Fasciculés et pivotants ont des volumes de racines significativement différents respectivement de 0.52 ± 2.12 et de 0.65 ± 0.9 , ($p=0.006$). Le facteur compaction provoque une augmentation du volume de 0.30 ± 1.48 à 0.73 ± 2 pour les fasciculés et de 0.44 ± 0.96 à 0.86 ± 0.85 pour les pivotants. Ces évolutions sont significatives ($p=0.023$ et $p=0.003$ respectivement).

La distinction entre annuelles et pérennes révèle une différence significative des volumes de racines (0.34 ± 0.95 et 0.72 ± 1.40 respectivement, $p=0.032$). La compaction amène une augmentation significative des volumes de 39% pour les annuelles ($p=0.024$) et de 137% pour les pérennes ($p=0.001$).

2.4 Le diamètre moyen des racines

Le diamètre des racines (*figure 2*) est significativement plus important en sol compacté ($p = 0.048$). Certaines espèces, comme Ap, Cd, Cj, Pp, et Zm montrent des diamètres similaires pour les deux traitements. D'autres, comme Bd, Cc, Ec et Sg, ont des racines de diamètre supérieur en condition compactée, Cc présentant la plus forte augmentation (+63%). Mais, les variations observées ne sont pas significatives.

En sol travaillé, Cd a un diamètre de racine significativement inférieur à Cj ; il n'y a pas différence avec et entre les autres espèces ($p= 0.007$). En sol compacté, Cd a un diamètre de racine significativement inférieur à Ap, Cc, Cj et Ec, ($p= 4.348e-05$).

Le diamètre moyen des racines diffère significativement entre fasciculés et pivotants, 0.39 ± 0.28 et 0.46 ± 0.37 respectivement ($p= 0.007$). Le facteur compaction provoque une augmentation du diamètre des racines dans les deux cas : de 0.36 ± 0.29 à 0.41 ± 0.26 pour les fasciculés et de 0.43 ± 0.35 à 0.49 ± 0.39 pour les pivotants. Ces variations ne sont pas significatives.

Le diamètre des racines des annuelles est supérieur comparé aux pérennes : 0.46 ± 0.19 pour les annuelles et 0.41 ± 0.42 pour les pérennes. Cette différence est significative ($p=0.000$). Les annuelles ne montrent pratiquement pas de variation des valeurs moyennes de travaillée à compactée (0.45mm à 0.47 mm respectivement), alors que les pérennes présentent une augmentation (0.39 mm à 0.45 mm dans le même sens) proche du seuil de significativité ($p=0.067$).

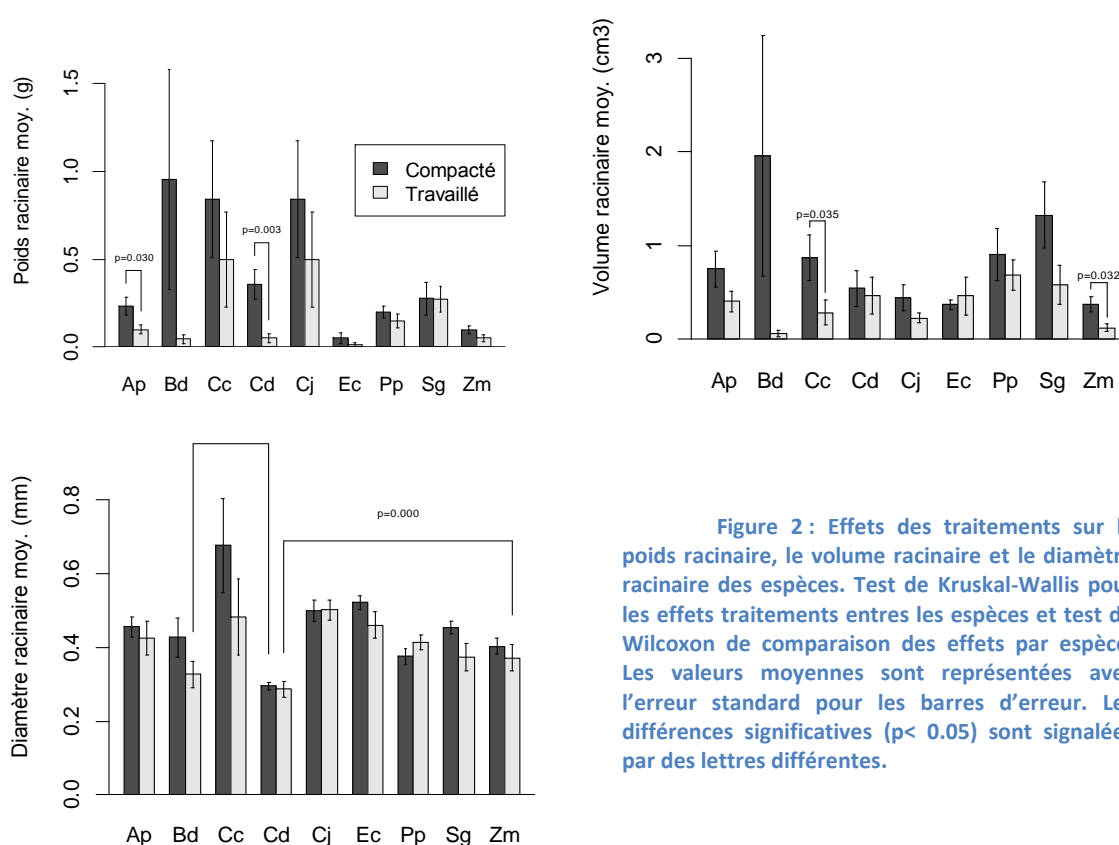


Figure 2 : Effets des traitements sur le poids racinaire, le volume racinaire et le diamètre racinaire des espèces. Test de Kruskal-Wallis pour les effets traitements entre les espèces et test de Wilcoxon de comparaison des effets par espèce. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des lettres différentes.

2.5 Les classes de distribution du diamètre des racines

Les données sont présentées en figure 3.

2.5.1 La proportion de racine au diamètre inférieur à 0.5mm

Toutes espèces et traitements confondus, près de 70% des racines prélevées appartiennent à cette classe. Il n'y a pas de différence significative entre les espèces. Les traitements ne modifient pas la répartition des racines entre les espèces pour cette classe.

2.5.2 La proportion de racines au diamètre supérieur à 3mm

Cj et Ec, n'ont pratiquement pas de racines dans cette classe et présentent de ce fait une différence significative avec les autres espèces ($0.000 < p < 0.030$). On retrouve 7.5% des racines dans cette classe. Les traitements ne modifient pas la proportion de racines dans cette classe.

2.5.3 La répartition en fonction du type d'architecture racinaire

On observe que pour les diamètres inférieurs à 0.5mm, le type fasciculé a une proportion de racines supérieure en condition travaillée (75% contre 67% pour le type pivotant), avec une différence significative ($p < 0.04$). Pour les racines de diamètre supérieur à 3mm, on observe une répartition inversée : le type pivotant présentant plus de racines dans cette classe (8.6% contre 5.9% pour le type fasciculé), avec une différence significative ($p = 0.006$).

En condition compactée, on ne relève pas de différences significatives entre les deux types, même si certaines disparités de comportement se manifestent. Pour la classe de racines de diamètre inférieur à 0.5mm, la proportion a tendance à diminuer pour le type fasciculé et à augmenter pour le type pivotant. Pour la classe de racines de diamètre

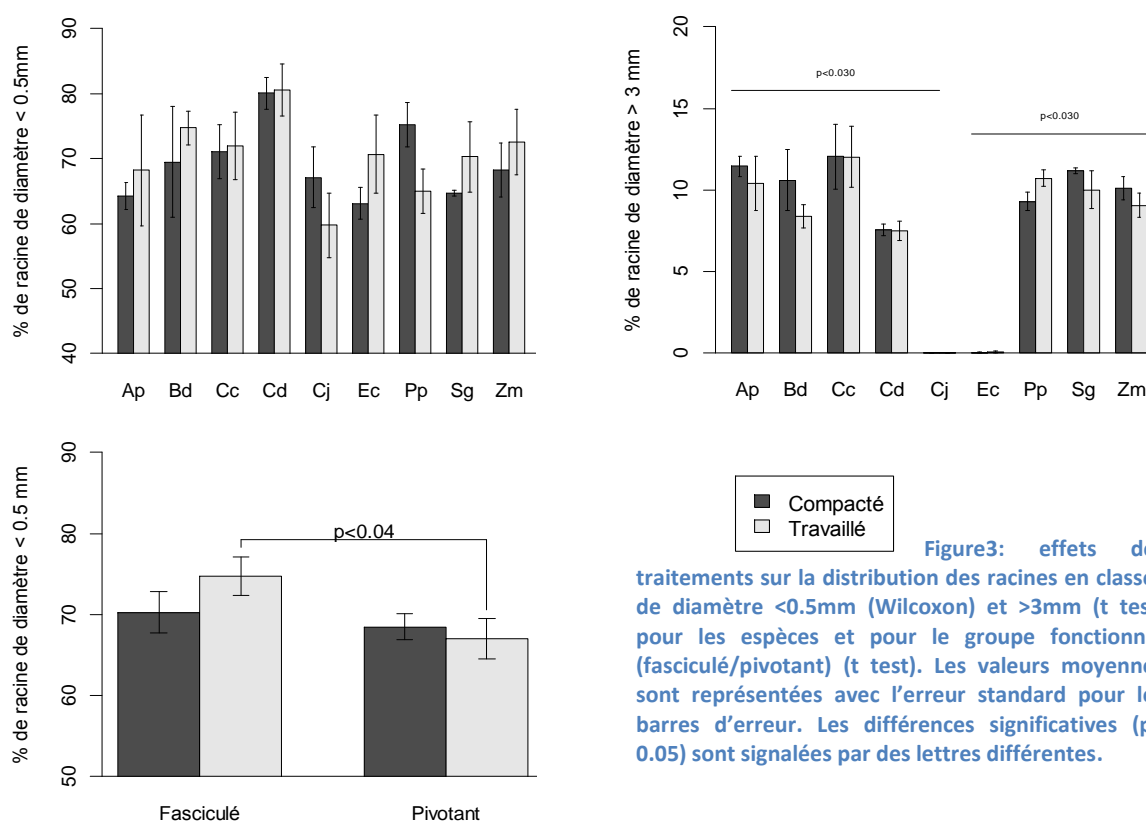


Figure 3: effets des traitements sur la distribution des racines en classes de diamètre <0.5mm (Wilcoxon) et >3mm (t test) pour les espèces et pour le groupe fonctionnel (fasciculé/pivotant) (t test). Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des lettres différentes.

supérieur à 3mm, la proportion augmente pour le type fasciculé et demeure assez similaire pour le type pivotant.

2.5.4 La répartition en fonction de la durée de vie

Les annuelles et les pérennes diffèrent dans la répartition des racines au sein des deux classes proposées. Les pérennes présentent une proportion supérieure dans la classe des racines de diamètre inférieur à 0.5mm : 71.2 ± 0.13 contre 66.7 ± 0.13 pour les annuelles. Cette différence présente une significativité marginale ($p=0.082$). Pour la classe des racines de diamètre supérieur à 3mm, les pérennes montrent aussi une proportion supérieure : 9.71 ± 0.33 contre 2.97 ± 1.45 pour les annuelles. La différence observée est significative ($p=0.000$).

Les traitements ne modifient pas les proportions de racines dans les deux classes considérées.

2.6 La longueur racinaire spécifique (SRL)

La SRL ne montre pas de variation significative entre les deux traitements (*figure 4*). En sol travaillé, Cc à une SRL significativement inférieure à Cd, il n'y a pas différence avec et entre les autres espèces ($p= 0.050$). En sol compacté, les espèces ne se différencient pas pour la SRL ($p=0.147$).

Le groupe des fasciculés a une SRL moyenne de 394 ± 4.62 et celui de pivotant de 209 ± 6.05 . Cette différence n'est pas significative en raison de la forte variation associée ($p=0.1271$).

Entre les annuelles et les pérennes, la SRL présente aussi une différence : 95 ± 2.79 pour les annuelles et 350 ± 5 pour les pérennes. Pour la même raison que précédemment, elle n'est pas significative ($p=0.2072$). Les traitements n'ont pas d'effet significatif sur les SRL des deux groupes fonctionnels (*tableau 2*).

2.7 La densité du tissu racinaire (RDT)

Selon les données (*figure 4*), les traitements n'ont pas d'effet significatif sur la RDT ($p=0.638$). Pour la majorité des espèces, il n'y a pas de variation. Néanmoins, on observe une tendance à une diminution pour Bd et Cc et une tendance à une augmentation pour Cd et Cj, qui cependant, ne sont pas significatives ($p=0.087$ et $p=0.565$, $p=0.063$ et $p=0.562$).

La RDT des fasciculés (0.71 ± 2.2) et des pivotants (1.17 ± 2.3) ne diffèrent pas significativement ($p=0.069$). Les traitements n'ont pas d'effet significatif ($p= 0.885$ et $p=0.502$ respectivement).

Pour les annuelles et les pérennes, il n'y a pas différence entre les RDT ($p=0.567$). Les traitements n'ont pas d'effet ($p=0.876$ et $p=0.490$ respectivement).

2.8 La densité de longueur racinaire (DRL)

Les valeurs de DRL ne sont pas significativement différentes entre espèces (*figure 4*). Les traitements impactent significativement la DRL ($p=0.007$). Ainsi, on observe une augmentation de la DRL pour toutes les espèces en condition compactée, excepté pour Ec accusant une diminution qui n'est cependant pas significative. Pour Ap, Bd, et Sg l'augmentation de la DRL a une significativité marginale ($0.05 < p < 0.1$). Pour Cc et Zm, elle est significative ($p < 0.05$). En sol travaillé, Bd a une DRL significativement inférieure à Pp ($p=0.012$). En sol compacté il n'y a pas de différence avec et entre les autres espèces ($p=0.050$). Fasciculés et pivotants n'ont pas de valeur de DRL significativement différente ($p=0.1559$).

Néanmoins, les pivotants montrent une augmentation significative en condition compactée avec 4823 ± 0.84 contre 2592 ± 0.96 en condition travaillée ($p=0.002$). Les fasciculés affichent aussi cette évolution (4819 ± 1.42 contre 3426 ± 1.57) proche du seuil de significativité ($p=0.064$). Entre annuelles et pérennes, les valeurs de DRL (2432 ± 1.51 et 4639 ± 1.11 respectivement) sont significativement différentes ($p=0.002$). Des effets inverses significatifs du facteur compaction sur les DRL sont aussi observés : - 10.6 % pour les annuelles ($p=0.029$) et + 98% pour les pérennes ($p=0.002$).

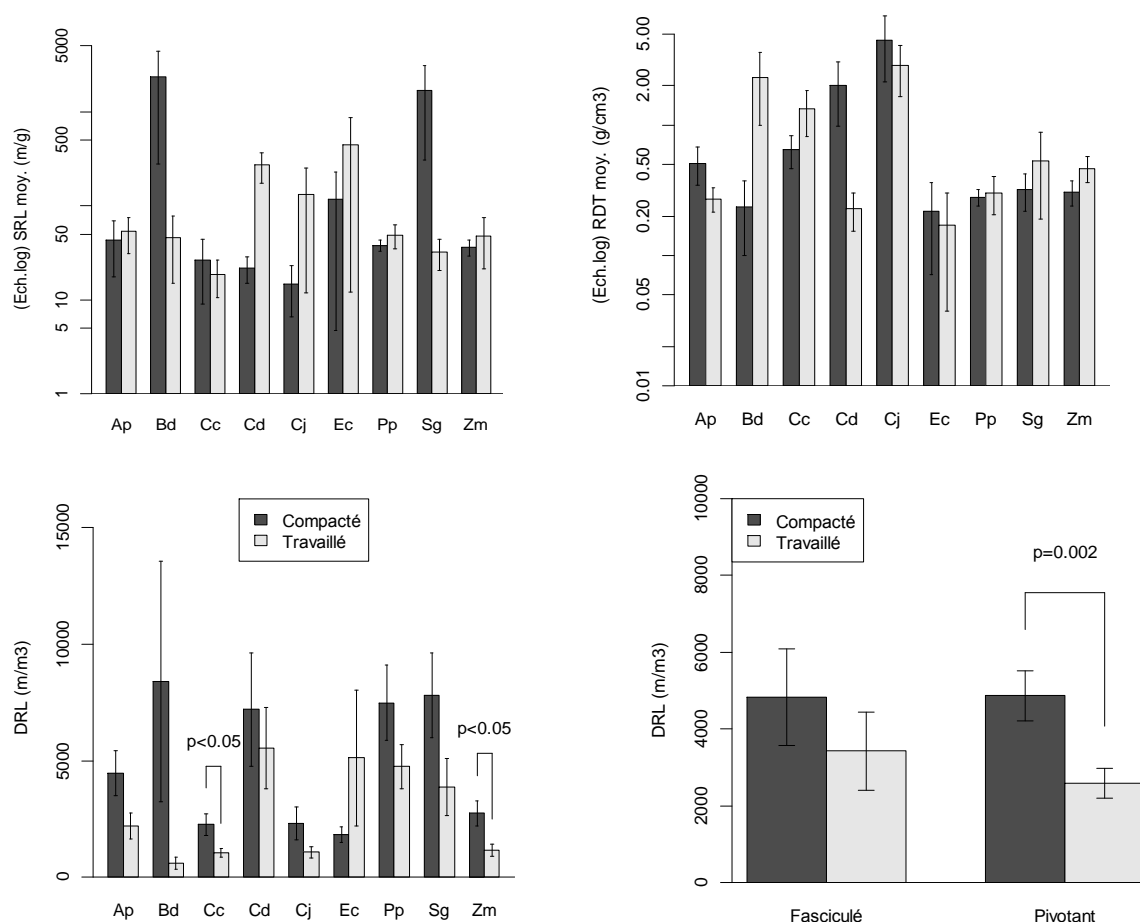


Figure 4: Effet des traitements sur la SRL, la RDT et la DRL pour les espèces et sur la DRL pour le groupe fonctionnel fasciculé/pivotant. Test de Wilcoxon de comparaison des effets par espèce et par groupe. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des lettres différentes.

2.9 Le nombre d'impacts racinaires

Les données sont présentées en figure 5 et en figure 6.

2.9.1 Les impacts racinaires sur le profil horizontal.

Il n'y a pas de différence significative entre les espèces. Les impacts racinaires ne sont pas affectés par une compaction du sol ($p=0.295$). Le graphique 5, permet tout de même de distinguer deux espèces qui se comportent différemment des autres : il s'agit de Sg et de Cd, pour lesquelles on constate une augmentation importante du nombre moyen d'impacts, respectivement de l'ordre de 181% et de 103%, en milieu compacté. Les différences observées ne sont toutefois pas significatives en rapport avec une forte amplitude des écarts types.

Si l'on distingue les fasciculés des pivotants, ces derniers ont un nombre d'impacts supérieur de 51% en condition compactée et de 84% en condition travaillée. Cette différence est significative ($p = 0.000$). Le facteur compaction provoque une augmentation du nombre d'impacts dans les mêmes proportions pour les deux, mais n'influe pas significativement.

Le nombre d'impacts est significativement plus important chez les pérennes (305 ± 1.01) comparé aux annuels (32 ± 0.96) ($p = 0.000$). La compaction n'a pas d'effet significatif.

2.9.2 Les impacts racinaires sur le profil vertical.

La prise en compte de l'ensemble des mesures d'impact en relation avec les traitements montre une diminution des impacts avec la profondeur. Le nombre d'impacts est significativement supérieur en milieu compacté ($p = 0.03$). La zone allant de 10 à 30 cm de profondeur intégrant la plus forte variation significative ($p = 0.01$). Entre 0 et 10 cm, le nombre moyen d'impacts entre les deux traitements n'est pas significativement différent. La majorité des espèces ont des impacts racinaires jusqu'à 70 cm de profondeur.

Concernant l'évaluation des différentes espèces entre elles, nous choisissons d'écarter Cd et Bd pour les traitements statistiques, dans la mesure où seulement deux individus par traitement ont pu être observés (mort des autres individus).

Le nombre d'impacts varie significativement entre les espèces, que se soit en condition compactée ($p = 7.844e-06$) ou en condition travaillée ($p = 1.402e-07$).

Au niveau de chaque espèce, le comportement diffère en relation avec le traitement (figure 6) :

- Ap montre un nombre d'impacts supérieur, significatif ($p = 0.045$), en condition compactée sur la totalité du profil.
- Bd a un nombre d'impacts moyen supérieur, de 0 à -10cm et de -20 à -30cm de profondeur en condition travaillée. Le nombre faible d'individu ne permet pas de tester statistiquement cette différence.
- Cc révèle une tendance pour un nombre supérieur d'impacts en condition compactée, non significative sur la globalité du profil. En situation compactée des

impacts sont relevés jusqu'à 90 cm alors qu'il y en a peu à partir de 50 cm en condition de sol travaillé. Cette différence entre 50 et 90 cm de profondeur est significative ($p = 0.049$).

- Cj a un nombre d'impacts qui ne varie pratiquement pas.
- Ec a significativement plus d'impacts entre 10 et 30 cm en condition compactée ($p < 0.003$).
- Pp a un nombre d'impacts, entre 30 et 40 cm, significativement plus important en condition travaillée ($p < 0.026$).
- Sg présente un nombre d'impacts entre 10 et 30 cm, significativement plus important en condition compactée ($p = 0.040$).
- Zm a un nombre d'impacts entre 10 et 30 cm, significativement plus important en condition compactée ($p < 0.05$).
- Cd montre un nombre supérieur d'impacts en condition travaillée, mais le faible nombre d'individu ne permet pas de tester statistiquement cette différence.

Entre fasciculés et pivotants (273.4 ± 1.35 ; 207.6 ± 0.75 respectivement), aucune différence significative n'est décelée ($p=0.88$). Le facteur compaction n'a d'effet significatif ni sur le nombre d'impacts des fasciculés ($p=0.479$) ni sur celui des pivotants ($p=0.239$).

Entre annuels et pérennes le nombre d'impacts (137 ± 0.67 ; 285 ± 1.05 respectivement) est significativement différent ($p=0.038$). Le facteur compaction n'a pas d'effet significatif, pour les annuels ($p=0.5794$) et pour les pérennes ($p=0.332$).

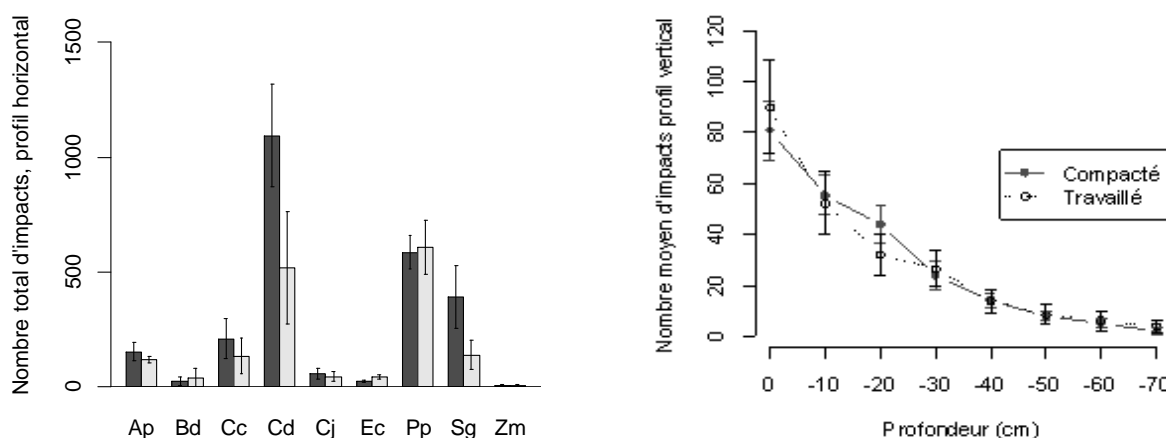


Figure 5 : Effet des traitements sur le nombre d'impacts racinaires relevés sur les profils horizontaux en fonction des espèces et sur les profils verticaux en fonction de la profondeur toutes espèces confondues. Test de Wilcoxon de comparaison des moyennes. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des lettres différentes.

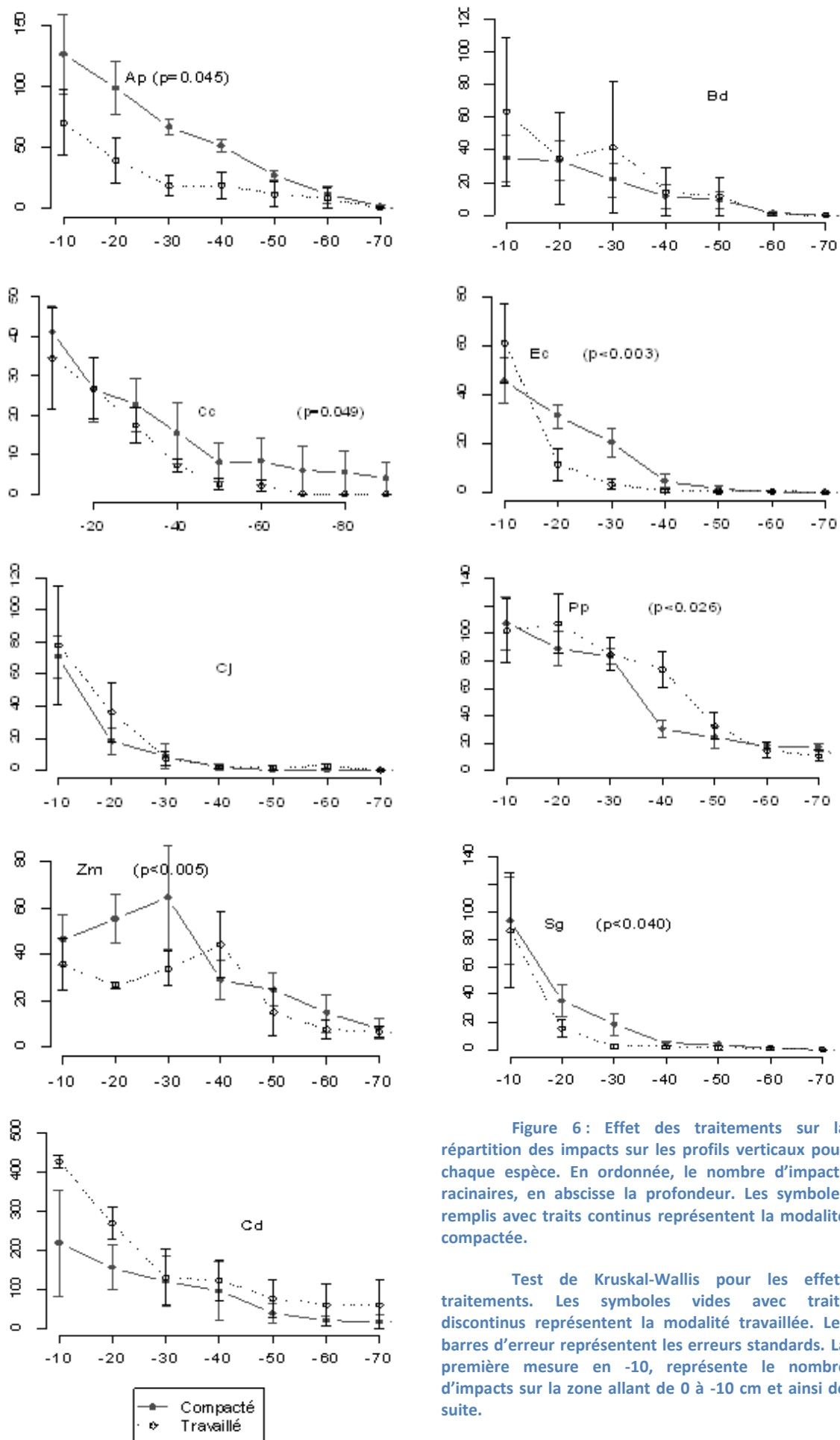


Figure 6: Effet des traitements sur la répartition des impacts sur les profils verticaux pour chaque espèce. En ordonnée, le nombre d'impacts racinaires, en abscisse la profondeur. Les symboles remplis avec traits continus représentent la modalité compactée.

Test de Kruskal-Wallis pour les effets traitements. Les symboles vides avec traits discontinus représentent la modalité travaillée. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. La première mesure en -10, représente le nombre d'impacts sur la zone allant de 0 à -10 cm et ainsi de suite.

2.10 L'étendue de la zone de prospection racinaire

2.10.1 Au niveau du profil vertical.

La variation des profondeurs maximales d'enracinement (DVmax) est significativement liée à l'espèce ($p=2.579e-06$). Les traitements n'influent pas sur les profondeurs maximales d'enracinement ($p=0.65$). Cependant, on observe pour quatre espèces (Bd, Cc, Ec, Sg) une tendance à un enracinement plus profond en condition compactée (figure 7).

Toujours en termes de tendance, pour deux espèces (Zm, Cj), la compaction provoque une diminution de la profondeur d'enracinement. Trois espèces (Ap, Cd, Pp,) ne subissent aucune modification. On ne remarque pas de différence significative pour la profondeur d'enracinement entre fasciculés et pivotants. Les pérennes et les annuelles ne diffèrent pas significativement en termes de profondeur d'enracinement, -56 cm et - 48 cm respectivement ($p=0.1373$).

2.10.2 Au niveau du profil horizontal.

La variation des distances maximales d'enracinement (DHmax), est aussi significativement liée à l'espèce ($p = 2.719e-08$). Les traitements n'influent pas ($p = 0.85$). La majorité des espèces (Ap, Bd, Cd, Cj, Pp, Sg, Zm) ne manifeste pas de modification des distances. Pour Cc, on note une tendance à l'augmentation et pour Ec une tendance à la diminution (figure 7).

Si l'on se réfère au type architectural d'appartenance, celui-ci est impliqué significativement dans le comportement de l'espèce sur la distance maximale d'enracinement ($p = 2.155e-06$). Le système pivotant montre ainsi une distance moyenne d'enracinement supérieure de 107% (51.75 ± 0.26 cm contre 25.20 ± 0.84 cm pour le fasciculé). Il n'y a pas d'effet traitement. Les pérennes ont une distance maximale d'enracinement équivalente au double de celle des annuelles : 50.95 ± 0.35 contre 24.34 ± 0.59 . Ces valeurs sont significativement différentes ($p=4.125e-07$). Il n'y a pas d'effet traitement.

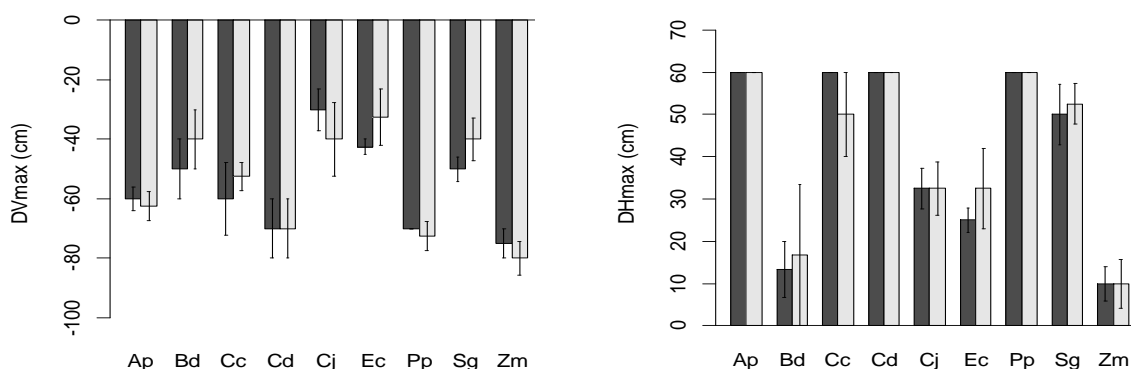


Figure 7 : Effets des traitements sur la profondeur maximale d'enracinement et sur la distance maximale d'enracinement en fonction des espèces. Test de Wilcoxon de comparaison des moyennes. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des lettres différentes.

Il existe une forte corrélation entre le nombre d'impacts relevé sur le profil et la distance maximale d'enracinement : le coefficient de corrélation de Spearman ($\rho = 0.86$) est très significatif ($p < 2.2e-16$).

2.11 La distribution des racines au niveau des profils

2.11.1 Au niveau du profil vertical

L'espèce est impliquée significativement dans la valeur du SIRv ($p < 2.2e-16$). Ainsi, suivant l'espèce, la valeur globale du SIR varie de 13 ± 1.60 % (Cj) à 73 ± 1.4 % (Pp). Le SIRv est affecté de manière significative par la compaction du sol ($p = 0.020$). Pour cinq espèces (Ap, Cc, Ec, Pp, Sg), sa moyenne globale augmente en condition compactée (*figure 8*). Mais, cette variation n'est significative que pour Ap, avec une augmentation de 100% ($p = 0.012$).

Fasciculés (30.66 ± 1.4) et pivotants (35.14 ± 1.75) ne présentent pas de SIRv significativement différent ($p=0.4091$). En condition compactée on observe une augmentation des SIRv. Pour les fasciculés, on passe de 26.3 ± 1.2 à 34.7 ± 1.5 , sans que cela soit significatif ($p=0.165$). Pour les pivotants, l'augmentation de 28.3 ± 1.16 à 41.9 ± 1.91 est significatif ($p=0.045$).

Les pérennes présentent un SIRv plus élevé que les annuelles (*figure 8*) : 39.9 ± 1.54 contre 24.54 ± 1.88 . Cette différence est significative ($p=1.621e-07$). La compaction induit une augmentation du SIR pour les deux. Pour les annuelles, il passe 16 ± 1.2 en condition travaillée à 26 ± 2 en condition compactée et ne présente pas de significativité ($p=0.289$). Pour les pérennes, l'évolution est semblable, passant de 33 ± 1.1 à 46 ± 1.7 , mais est significative ($p=0.033$).

2.11.2 Au niveau du profil horizontal.

Deux espèces se distinguent par une augmentation significative du SIRh en sol compacté : il s'agit de Cc ($p = 0.046$) et de Sg ($p = 0.00$), pour lesquelles on note des augmentations respectives de 42% et de 67%. Pour les autres espèces, il n'y a pas (Bd), ou peu de variation (*figure 8*).

Fasciculés et pivotants présentent des SIRh significativement différents, 22 ± 1.5 et 50 ± 0.7 respectivement ($p=1.502e-14$). Les fasciculés ne sont pas affectés par le facteur compaction ($p=0.51$). Les pivotants ont une augmentation du SIRh en condition compactée. Il varie de 43.5 ± 0.8 à 55.8 ± 0.6 , avec significativité ($p=0.013$).

Il existe une différence significative du SIRh entre annuelles et pérennes (11.51 ± 1.44 et 54.47 ± 0.68 respectivement), ($p < 2.2e-16$). La compaction ne provoque pas de modification significative pour les annuelles. Dans le cas des pérennes, on observe une augmentation, 48.9 ± 0.77 à 59.8 ± 0.6 significative ($p=0.037$).

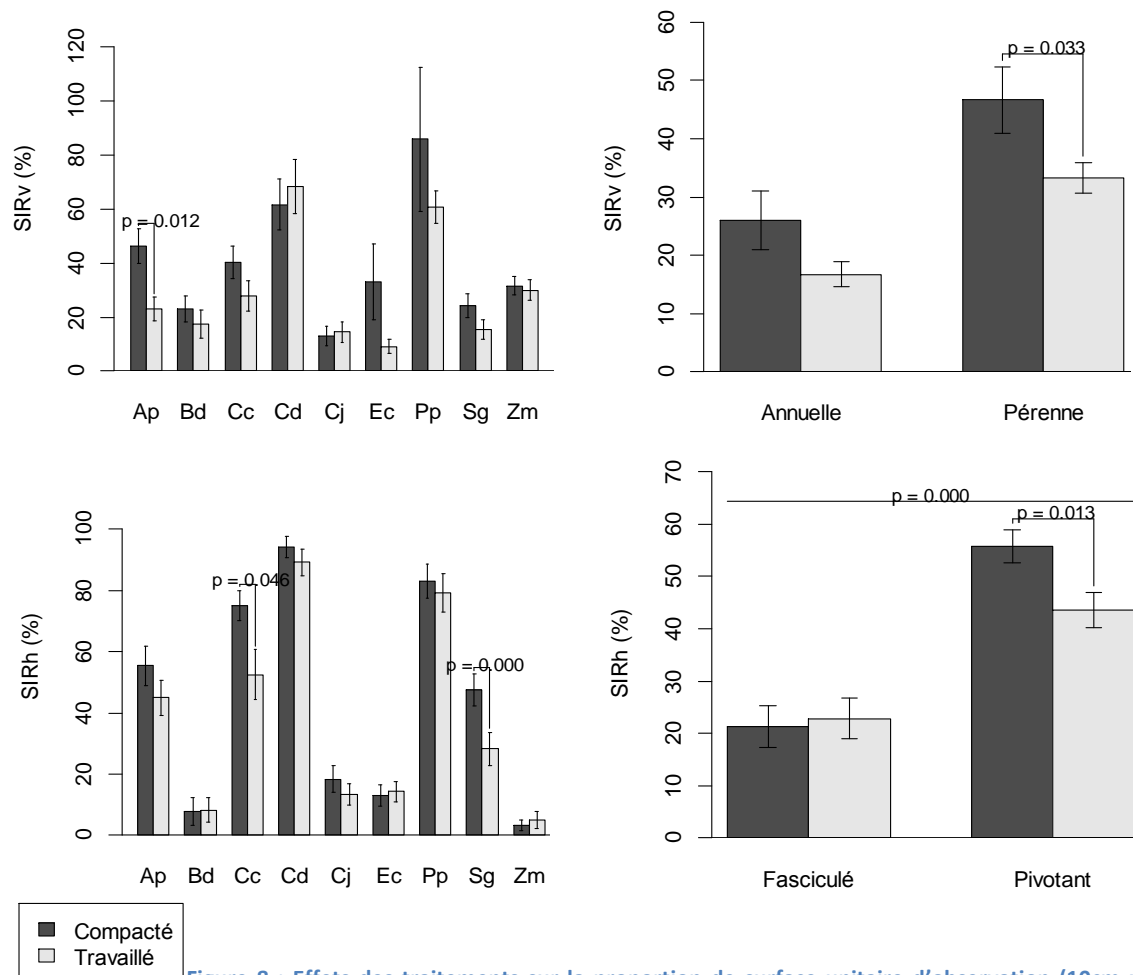


Figure 8 : Effets des traitements sur la proportion de surface unitaire d'observation (10cm x 10cm) sur les profils verticaux et horizontaux, ayant au moins un impact racinaire, en fonction des espèces et des groupes fonctionnels. Test de Wilcoxon de comparaison des moyennes par espèce et par groupe fonctionnel, test de Kruskal-Wallis entre espèces et entre groupes fonctionnels. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.12 Les corrélations relevées entre traits

Au niveau des espèces :

- Bd : entre SRL et RDT (Rh0 de Spearmam = -1, p ajusté =0.000, n=5).
- Cc : entre SRL et poids des racines (Rh0 de Spearmam = -0.98, p ajusté =0.003, n=8).
- Cj : entre SRL et poids des racines (Rh0 de Spearmam = -0.95, p ajusté =0.019, n=8).
- Zm : entre DRL et volume racinaire (Rh0 de Spearmam = 0.96, p ajusté =0.041, n=7).

Entre le nombre d'impacts sur le profil vertical et la profondeur d'enracinement (Rh0 de Spearmam = -0.55, p ajusté =2.19e-060).

Au niveau des groupes fonctionnels :

- Pivotants : entre poids des racines et diamètres des racines (Rh0 de Spearmam = 0.56, p ajusté =0.018, n=39).
- Fasciculés : entre SRL et DRL (Rh0 de Spearmam = 0.75, p ajusté =0.020, n=19).

3 Discussion

Le compactage du sol provoque une augmentation significative du poids des racines, du volume des racines, du diamètre moyen des racines et de la DRL. Il n'a pas d'effet significatif sur la répartition des racines sur le profil, sur la SRL et sur la RDT. Le *Stylosanthes* présente les traits racinaires les plus aptes à améliorer la structure du sol pour la culture de l'ananas. Son architecture racinaire de type pivotant est associée à un diamètre racinaire moyen plus important. Son caractère d'espèce pérenne favorise une action des racines dans le temps. Ses impacts racinaires sont plus nombreux sur les profils et son enracinement est localiser préférentiellement sur les 20 premiers centimètres de profondeur.

Suivant les espèces, les traits qui réagissent au tassement ne sont pas les mêmes.

Cc et Zm sont affectés à la fois par l'augmentation du volume racinaire et par l'augmentation de la DRL. Pour Cc, il n'existe pas de corrélation significative entre ces deux paramètres. Le volume racinaire étant lié à la longueur et au diamètre ($\text{volume} = \pi (\text{diam}/2)^2 \text{ long}$), on perçoit deux comportements différents qui peuvent expliquer les variations en condition compactée. Ainsi, pour Zm l'augmentation du volume racinaire serait liée à une augmentation de la longueur des racines alors que pour Cc, elle serait plus relative à une augmentation du diamètre des racines. La corrélation négative quasi parfaite entre poids des racines et la SRL pour Cc va dans ce sens. Plus le poids de ses racines augmente et plus leur diamètre moyen est important.

Néanmoins, il faut remarquer que ce comportement des espèces, de condition travaillée à compactée est inattendu au regard de ce que rapporte la littérature.

En effet, en condition compactée, une diminution des longueurs racinaires, équivalente à la DRL dans notre cas est largement rapportée (Croser, Bengough et al. 1999; Chen and Weil 2010; Lipiec, Horn et al. 2012). La diminution de la masse racinaire en est concomitante.

Par ailleurs, d'autres références indiquent que la SRL et la RDT sont également affectées par la compaction, contrairement à ce que montrent nos résultats. Ainsi, une augmentation de la SRL est généralement observée en condition compactée. Elle est liée à une ramification plus importante (J., G. et al. 1996; Rosolem, Foloni et al. 2002; Chen and Weil 2010), et donc à une diminution du diamètre moyen des racines. Les variations de la RDT sont à relier aux conditions limitantes que constitue un sol compacté pour l'accès aux ressources minérales et hydriques. De manière générale, on observe dans ces conditions une augmentation de la RDT et une diminution du ratio tige/racine (Tilman 1988; Chapin III, Autumn et al. 1993; Eissenstat 2000). L'augmentation de la densité des tissus est due à un accroissement de la teneur en lignine des racines (Scippa, Trupiano et al. 2008). Elle amène une rigidification de la racine, favorable à la pénétration d'un sol compacté (Niklas 1992).

Face à ce comportement atypique des espèces évaluées, on peut émettre deux hypothèses. La première considère que le niveau de compaction testé serait insuffisamment élevé pour provoquer un « effet compaction » sur les espèces, en comparaison du

traitement travaillé. Dans ce cas, les conditions du sol ne sont pas limitantes et on n'observe pas de différences entre les traitements.

La seconde est relative au traitement sol travaillé. Ce traitement peut receler des conditions défavorables à la croissance des espèces. Deux éventualités s'offrent à nous de manière alternative ou en combinaison. La première est liée à une structuration du sol par le travail à la rotobèche pouvant aboutir à un sol trop aéré. Une telle structuration serait défavorable à la croissance racinaire, car le contact sol-racine ne serait pas optimal. Un minimum de compaction est en effet nécessaire à un bon contact sol-racine pour une absorption des éléments du sol (Kooistra, Schoonderbeek et al. 1992; Arvidsson 1999; Alameda and Villar 2009). La deuxième est relative à la teneur en minéraux du sol liée à ce traitement. Les analyses de sol révèlent une nette différence entre les quantités de phosphore assimilables et de magnésium échangeables entre les deux traitements dans l'horizon supérieur. Des données expérimentales d'Atwell (1991) suggèrent des interférences entre les propriétés chimiques du sol et sa structure sur l'enracinement. Ces différences, en particulier celles liées à la moindre disponibilité en phosphore, sont donc susceptibles d'avoir influé sur la croissance racinaire (Tennant 1976; Hajabbasi and Schumacher 1994; Lynch and Brown 2001). Dans ces cas, on aurait comparé le traitement compacté à une autre situation non favorable, aux effets semblables, d'où l'absence de différence significative observée.

Au regard des résultats obtenus sur l'analyse des données quantitatives et de morphologie des racines, aucune espèce ne se distingue de manière significative par des traits favorables à la structuration du sol. Pour les traits évalués sur les espèces, le traitement sol travaillé se révèle plus défavorable à la croissance racinaire que le traitement sol compacté.

Le regroupement des espèces entre fasciculés et pivotants et entre annuelles et pérennes permet de tester les effets de la compaction en lien avec les types d'architecture et la durée de vie mais aussi de repérer des différences entre les traits hors effets traitements pour ces groupes.

Pour ce qui concerne les fasciculés et les pivotants, le poids, le volume, le diamètre moyen et la répartition en classe des racines sont significativement différents. Le poids des racines supérieur chez les fasciculés est certainement lié à la modalité de prélèvement des échantillons. Ainsi, l'échantillonnage, réalisé dans l'horizon de surface sur 10cm de profondeur, favorise le prélèvement des racines des fasciculés qui sont localisées principalement dans l'horizon supérieur (Thorup-Kristensen 2001). Concernant le diamètre moyen, les résultats montrent qu'il est supérieur chez les pivotants. Cela est en accord avec les données de la littérature (Lauenroth and Gill 2003). Cette caractéristique leur confère, vis-à-vis des fasciculés, une supériorité pour pénétrer les sol compactés (Misra, Dexter et al. 1986; Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992). La répartition, en classe des racines que nous observons, est liée à cette différenciation entre pivotants et fasciculés ; les pivotants présentant plus de racines dans la classe de diamètre supérieure à 3 mm et les fasciculés dans la classe inférieure à 0.5 mm.

La compaction provoque une augmentation significative du poids et du volume des racines des deux types. On observe une tendance similaire pour les autres traits, mais les effets ne sont pas significatifs. Ces comportements sont à rapprocher de ceux des espèces individuelles, les mêmes hypothèses peuvent être proposées.

Néanmoins, fasciculés et pivotants se différencient dans les mécanismes impliqués dans l'évolution de certains traits entre travaillé et compacté. En l'occurrence, pour les pivotants, le poids et le diamètre des racines sont positivement et significativement corrélés. Cela implique que l'augmentation du poids observée en condition compactée est liée en partie à une augmentation du diamètre moyen des racines. Ce comportement d'augmentation du diamètre des racines en condition compactée est caractéristique des pivotants pour faciliter la pénétration racinaire (Misra, Dexter et al. 1986; Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992).

Pour les fasciculés, on note une forte corrélation positive et significative entre la DRL et la SRL. Cette corrélation a déjà été mise en évidence par Fort et Jouany (2013). La SRL traduisant le diamètre moyen des racines (Eissenstat 1992), cette évolution illustre une diminution du diamètre moyen des racines et une augmentation concomitante de la longueur racinaire. Des racines plus fines et plus longues permettent une meilleur captation des ressources (eau et nutriments) en conditions limitantes (Eissenstat 1992). Ce comportement est en accord avec les données sur les fasciculés qui, en condition compactée, ont une production de racines latérales plus importante (Bengough, Bransby et al. 2006).

L'analyse des données entre fasciculés et pivotants pour les traitements testés, permet de mettre en évidence des comportements typiques de ces groupes fonctionnels en sol compact. Les pivotants avec des racines de diamètre important peuvent avoir des effets directs sur la structuration du sol, tandis que les fasciculés avec des racines plus fines pourrons présenter des effets indirects sur la structuration.

Pour ce qui concerne les annuelles et les pérennes, le poids, le volume, le diamètre moyen et la répartition en classe (>3mm) des racines, et la DRL sont significativement différents.

On relève un poids, un volume des racines et une DRL plus faibles, avec un diamètre des racines plus fort chez les annuelles. Un volume des racines plus faible calculé à partir d'un diamètre des racines plus important indique des longueurs racinaires plus faibles. Cette différence s'explique par la longueur des cycles des annuelles (observation à 67 jours) qui, comparée à celle des pérennes (observation à 180 jours), limite la durée de croissance et de développement de leurs racines. La possibilité pour les pérennes d'avoir plus de racines sur la durée est favorable aux effets sur la structure du sol à plus long terme (Cresswell and Kirkegaard 1995).

Par contre un diamètre racinaire moyen des annuelles, supérieur à celui des pérennes, est un résultat inattendu. De plus, la proportion de racines fines (<0.5 mm) n'est pas significativement différente entre annuelles et pérennes. Ces données sont en

contradiction avec la théorie comportementale d'acquisition et de conservation des ressources des espèces végétales. Elle stipule qu'une espèce annuelle à croissance rapide maximise l'acquisition des ressources alors qu'une espèce pérenne à croissance plus lente privilégie la conservation des ressources (Grime 1977; Aerts and Chapin 2000; Roumet, Urcelay et al. 2006). Pour l'espèce annuelle, cela devrait se traduire par un diamètre des racines plus faible et une SRL plus importante, favorables au prélèvement d'eau et de minéraux dans le sol (Eissenstat 1992). Trois espèces composent le groupe fonctionnel des annuelles : le maïs (Zm), *Crotalaria juncea* (Cj) et *Eleusine coracana* (Ec). Parmi elles, Cj et Ec, à l'opposé des autres espèces, n'ont pratiquement pas de racines dans la classe de diamètre supérieur à 3mm. Cela démontre que Cj et Ec ont de plus faibles variations de diamètre pour les racines de diamètre supérieur à 0.5mm : les autres espèces ont comparativement plus de racines proches de 0.5mm de diamètre que de grosses racines proches de 3 mm de diamètre. Cela conduit à avoir un diamètre moyen supérieur pour les annuelles. La valeur de ce trait est certainement liée à des caractéristiques intrinsèques de ces espèces. Cette différenciation de la répartition en classe des grosses racines a des répercussions sur la structuration du sol, essentiellement à travers les forces de pénétration, supérieures pour les plus grosses racines des pérennes (Goss and Russell 1980; Croser, Bengough et al. 2000) .

Les pérennes montrent une durée de vie plus longue et des diamètres maximaux de racines plus importants qui les rendent potentiellement plus aptes que les annuelles à la structuration du sol.

Nous proposons de poursuivre la discussion sur les impacts racinaires en abordant en premier, le niveau horizontal, puis en second, le niveau vertical. Nous adopterons pour cette partie la même approche que précédemment : (i) l'évaluation entre espèces, (ii) l'évaluation de l'effet traitement suivant les espèces, (iii) la distinction entre fasciculés et pivotant, et entre annuelles et pérennes pour les effets traitements.

Au niveau horizontal, on ne distingue pas de différence significative entre les espèces, ni d'effet significatif de la compaction. Une forte variabilité de la distribution des données est toujours observée et y contribue certainement. Néanmoins, les hypothèses formulées précédemment en lien avec les traitements restent plausibles. La compaction aurait du aboutir à une diminution des impacts en relation avec les effets sur les longueurs racinaires (DRL).

Les pivotants montrent un nombre d'impacts supérieur aux fasciculés pour les deux traitements. Cette différence est donc liée aux architectures propres à chaque type. Cela paraît contradictoire avec diverses données attribuant aux fasciculés plus de racines dans l'horizon supérieur (Thorup-Kristensen 2001). Mais, notre zone d'observation se situe à 10cm de profondeur. Les racines des fasciculés sont donc positionnées au-dessus de cette zone, et il y a moins de racines qui pénètrent à ce niveau contrairement aux pivotants qui ont un enracinement plus profond. Les fasciculés auraient de ce fait une action plus marquée sur l'horizon supérieur à l'opposé des pivotants qui agissent plus en profondeur (Thorup-Kristensen 2001).

Les pérennes présentent plus d'impacts que les annuelles. Cela est conforme aux attentes en liaison avec les durées de cycle.

Les pérennes avec une architecture racinaire pivotante montrent plus d'impacts à ce niveau et ont une durée de cycle plus longue qui les rendent plus aptes à agir sur la structure du sol. Selon ces résultats, un regroupement prenant en compte les pérennes avec une architecture racinaire pivotante recèlerait les espèces les plus performantes suivant ces traits. Ces espèces sont : Ap, Cc, Pp et Sg.

Au niveau vertical, le nombre d'impacts total diffère suivant les espèces. Cd présente le plus grand nombre d'impacts et Ec le plus faible. Un nombre supérieur d'impacts est relevé en condition compactée (sur tout le profil pour Ap, et certaines parties du profil pour d'autres espèces). Cela est en contradiction avec ce qui est généralement constaté. Il y a confirmation que le traitement travaillé est plus défavorable à l'enracinement que le traitement compacté. Les hypothèses d'explications précédemment avancées restent valables.

Par ailleurs, d'autres résultats vont dans ce sens. Ainsi, on remarque que la zone allant de 10 à 30 cm est la plus concernée par l'augmentation comparative des impacts entre compacté et travaillé pour trois espèces (Ec, Sg, Zm). C'est effectivement cette zone qui est la plus susceptible de présenter les caractéristiques défavorables liées à un travail trop poussé du sol.

En effet, l'action de l'outil utilisé (une rotobêche) s'effectue sur la zone allant de 0 à 40 cm de profondeur. Cette zone de travail peut être divisée en trois parties distinctes. La première, de 0 à 10 cm, est soumise aux effets de compaction du climat comme la croûte de battance sous l'effet des précipitations (Hudson 1984), et le sol travaillé est assez rapidement compacté. La seconde, allant de 10 à 30 cm, représente une zone protégée par la couche supérieure contre les actions du climat, et conserve donc plus longtemps les propriétés instaurées par le travail. La troisième, allant de 30 à 40 cm, présente une zone intermédiaire, avec des irrégularités de structure liées à l'action de l'outil (l'enracinement de Pp est favorisé dans cette zone).

Dans ces conditions, les fasciculés ne se distinguent pas des pivotants et, comparées aux annuelles, les pérennes présentent près du double du nombre d'impacts (pas d'effet compaction).

Il s'avère donc que les espèces, présentant des augmentations significatives d'impacts racinaires sur le profil vertical en condition compactée et répondant aux critères de sélection précédent, i.e. pivotants à caractère pérenne, sont les plus susceptibles d'agir sur la structuration du sol. Ces espèces sont : Ap et Sg.

La profondeur maximale d'enracinement ne permet de différencier ni les espèces entre elles, ni les fasciculés face aux pivotants ou les annuelles vis-à-vis des pérennes. Néanmoins, le nombre d'impacts sur le profil montre une corrélation négative avec la profondeur d'enracinement. Cela met en évidence des stratégies distinctes des espèces pour

l'exploration du sol. C'est donc un élément à considérer, en lien avec l'objectif de structuration, en profondeur ou dans l'horizon supérieur, à assigner à une espèce lors de sa sélection.

La distance maximale d'enracinement au niveau horizontal est liée à l'espèce, au type d'architecture et au type de cycle. Les espèces rampantes sont avantagées : Pp, Ap, Cd, Bd et Sg. Les pivotantes et les pérennes montrent les plus fortes distances.

Il s'ensuit que, suivant ces critères, ce sont les espèces Ap, Pp et Sg qui sont les plus favorisées pour la structuration du sol. Si on combine avec les précédentes distinctions, les espèces à retenir sont Ap et Sg.

Le taux de colonisation du sol par les racines est appréhendé au niveau des SIR verticales et horizontales. Il dépend des espèces, du type d'architecture et du type de cycle.

Au niveau vertical, Ap est la seule espèce ayant un taux significativement supérieur en condition compactée. Les pivotants et les pérennes présentent respectivement des taux plus importants que les fasciculés et les annuelles en condition compactée.

Au niveau horizontal, seules Cc et Sg présentent des augmentations significatives des taux. Les pivotants ont des taux supérieurs face aux fasciculés et les pérennes face aux annuelles. Pivotants et pérennes montrent un taux de colonisation supérieur en condition compactée.

Comparées aux autres espèces, Ap, Cc et Sg révèlent des taux de colonisation supérieurs. Le volume supérieur de sol exploré permet une meilleure captation des éléments du sol (eau et nutriments) mais aussi un potentiel de structuration sur des volumes de sol plus importants. Les trois espèces sont pivotantes et pérennes, mais en prenant en compte les conclusions précédentes, Ap et Sg réunissent le plus de caractères favorables.

Suivant nos résultats, Ap et Sg diffèrent par les taux de colonisation du sol au niveau vertical et au niveau horizontal. Ap est plus performant en profondeur et Sg dans l'horizon supérieur. Le choix qui doit être fait est fondé sur les besoins de structuration du sol pour la culture de l'ananas. Cette espèce présente la caractéristique d'un enracinement peu profond. Cela nous amène à privilégier Sg pour une structuration du sol plus ciblée au niveau de l'horizon supérieur, dans le cadre de la conception d'un système avec un minimum de travail du sol pour la culture de l'ananas.

4 Conclusion

Cet essai nous a permis de distinguer les espèces pour les traits en relation avec la structuration du sol. Notre approche a combiné une évaluation des traits entre espèces et une évaluation des traits entre les groupes fonctionnels d'appartenance. Elle a permis, malgré une forte variabilité dans l'expression des valeurs des traits intra spécifiques, de sélectionner et de proposer deux espèces potentiellement capables d'agir sur la structure du sol. Parmi elles, *Stylosanthes guianensis* est l'espèce potentiellement la plus apte à agir sur la structure en faveur de l'enracinement de l'ananas dans un sol non travaillé.

Chapitre 3 : Les traits racinaires du *Stylosanthes guianensis* et la structuration du sol

Sous chapitre 3.1 :

Effet sur la structure du sol d'un peuplement de *Stylosanthes guianensis* comparé à celui d'un peuplement de jachère spontanée.

Chapitre 3 : Les traits racinaires du *Stylosanthes guianensis* et la structuration du sol.

Sous chapitre 3.1 : Effet sur la structure du sol d'un peuplement de *Stylosanthes guianensis* comparé à celui d'un peuplement de jachère spontanée.

Introduction

Le traitement de l'essai « Comparaison et évaluation des traits d'effet et des traits de réponses de 9 espèces en situation de sol compacté et de sol ameubli » a permis de distinguer le *Stylosanthes guianensis* des autres espèces. Ses traits racinaires liés à une architecture de type pivotant, sa longévité, ajoutés à sa forte densité de longueur racinaire, sont les principaux traits potentiellement favorables à la structuration du sol, et discriminants par rapport aux autres espèces.

Cependant, son potentiel de structuration a été évalué selon des valeurs de traits relevées sur des individus isolés. Or, l'expression des traits racinaires, en lien avec leur plasticité (Bradshaw 2006), est modifiée en condition de peuplement, à cause principalement de la compétition entre les racines pour l'accès aux ressources du sol (Aerts, Boot et al. 1991; Coomes and Grubb 2000; Gersani, Brown et al. 2001). Des modifications de la distribution des racines dans le sol (Brisson and Reynolds 1994), de la densité de longueur et de la surface des racines (Casper and Jackson 1997) sont mentionnées. Néanmoins, toutes les classes d'ordre de racines ne sont pas affectées au même niveau (Hajek, Hertel et al. 2014), et la nature intra ou interspécifique de la compétition est à considérer (Kawaletz, Mölder et al. 2013). De plus, la disponibilité en ressources du sol conditionne fortement le comportement des racines en condition de peuplement (Cahill 1999).

L'évaluation des traits au niveau individuel ne permet donc pas de se prononcer de manière précise sur l'expression de ces traits au niveau d'un peuplement, condition inhérente à son utilisation. Ainsi, on peut émettre l'hypothèse que certains éléments comme l'accès concurrentiel aux ressources du sol et à la lumière en condition de peuplement, provoquent des modifications significatives des traits qui sont impliqués dans la structuration du sol.

Par ailleurs, nous avons choisi *Stylosanthes guianensis* en raison de traits racinaires ayant potentiellement un effet favorable sur la structuration du sol. Il convient maintenant de vérifier les effets réels de ces traits de la plante sur la structure du sol.

En lien avec ces éléments, cette partie vise à répondre à deux questions :

1. *Stylosanthes* a-t-il un effet améliorant sur la structure du sol et peut-on distinguer les effets des racines du *Stylosanthes* de ceux des racines de la végétation se développant spontanément dans une parcelle laissée en jachère sur la structure du sol ?

2. l'expression des traits racinaires impliqués dans la structuration du sol, varie-t-elle entre peuplement et individu pour une espèce donnée ?

Pour répondre à la première question, nous avons mis en place un essai comparant l'effet sur la structure du sol d'un peuplement de *Stylosanthes guianensis* à celui des communautés végétales d'une jachère spontanée (essai SG vs Jachère).

La structure du sol a été caractérisée par i) des mesures de l'indice des vides, ii) des analyses d'images effectuées sur des blocs de sol non remaniés dont l'espace poral a été imprégné par de la résine et iii) des mesures de conductivité hydraulique.

La conductivité hydraulique (K) est une mesure qui permet de caractériser la circulation des fluides dans le sol. C'est donc l'aspect fonctionnel du système poral qui est observé. En condition de sol non travaillé, avec ou sans plante de couverture, des effets très variables sur K ont été rapportés (Carof, De Tourdonnet et al. 2007; Strudley, Green et al. 2008). Sa mesure, sensible à de nombreux autres paramètres physiques du sol, est présentée comme difficilement accessible (Riley 1996). Cependant, une augmentation de K est souvent anticipée en lien avec l'instauration de biopores favorisée dans ces systèmes (Rasmussen 1999 ; Hamza and Anderson 2005). L'analyse d'images, quant à elle, permet de décrire la macroporosité du sol. Son utilisation peut mettre en évidence des caractéristiques inaccessibles par les mesures physiques de porosimétrie (Hallaire and Cointepas 1993) comme l'effet des pratiques culturales (Kribaa, Hallaire et al. 2001; Pagliai, Vignozzi et al. 2004). Leur utilisation dans notre contexte d'étude paraît pertinente pour évaluer les modifications pouvant affecter le système poral sous l'action des racines.

Pour répondre à la deuxième question, nous proposons de comparer les traits racinaires en condition de peuplement (essai SG vs Jachère) avec ceux observés en plante individuelle dans le cadre de l'essai comparatif des neuf espèces en condition de sol compacté et en condition de sol travaillé pour *Stylosanthes guianensis* (les matériels et méthodes relatifs à cet essai sont présentés au chapitre précédent).

1 Matériel et méthode (essai SG vs Jachère)

1.1 Le site de l'étude

L'étude a été réalisée sur la station expérimentale du CIRAD en Guadeloupe, située à Capesterre-Belle-Eau (16°03' Nord ; 61°34' Ouest), dans la zone de la Basse-Terre. Le climat est de type tropical humide, la température moyenne annuelle est de 24,9°C, avec un minimum moyen annuel de 22,5°C et un maximum moyen annuel de 27,3°C. Les précipitations moyennes annuelles sont de 3500 mm/an. Le sol est d'origine volcanique, de type Andosol selon la classification FAO (1998) .

1.2 Le dispositif expérimental

L'expérimentation a été mise en place sur une parcelle de 450m², avec un précédent en jachère naturelle, entretenue par fauche mécanique régulièrement depuis avril 2010. En

juin 2012, la parcelle est subdivisée en deux parcelles élémentaires de 217m² environ : une pour le traitement SG (*Stylosanthes guianensis* âgé de 6 mois) et l'autre restant en jachère (traitement Jachère). La partie de la parcelle devant recevoir le *Stylosanthes guianensis* a été traitée au glyphosate (3l de matière active par ha). Les graines du *Stylosanthes guianensis* ont été semées en lignes distantes de 30 cm, au moyen d'un semoir tracté en juillet 2012, à raison de 12 kg de semences à l'hectare (8 graines pèsent 1 g en moyenne). Des mesures de densité de pieds par comptage au moment des observations ont permis de recenser un nombre de 15 pieds en moyenne par mètre carré.

Sur la partie en Jachère, pour limiter la croissance de la végétation en place et empêcher des modifications sur la structure du sol par les racines, trois applications d'herbicides (matière active : Glyphosate ammonium à 150g/l) à faible dose (1 litre par hectare) ont été réalisées au cours de l'essai. L'entretien de la parcelle de *Stylosanthes guianensis* a été réalisé régulièrement à la main, pour éviter toute mise en concurrence ou installation d'adventices.

La parcelle supportant l'essai des neuf espèces en conditions compactée et travaillée, a été décrite lors de la présentation de l'essai précédent. Nous considérons les données de l'espèce *Stylosanthes guianensis* en condition compactée (SgC) et en condition travaillée (SgT). Les parcelles des essais évaluation en peuplement (essai SG vs Jachère) et évaluation en individuel, sont distantes de 50 mètres. Leurs historiques (sur plus de 5 ans) sont similaires pour ce qui concerne les pratiques liées au travail du sol, aux modalités de jachère et d'entretien avant la mise en place des essais. Pour la comparaison des traits racinaires entre peuplement et individuel, les deux essais présentent des conditions d'expérimentations différentes (dispositifs, dates), qui ne permettent pas de comparer les données à l'aide de tests statistiques. Nous nous sommes basés sur les valeurs moyennes et les écarts-types pour juger de la possibilité de différence entre les données des deux essais.

1.3 Mesures et observations effectuées

1.3.1 Caractérisation des communautés végétales de la Jachère

L'abondance des espèces végétales présentes dans la parcelle en Jachère est déterminée par la méthode des points-quadrats alignés mise au point pour les relevés floristiques dans les pâturages (Daget 1971).

1.3.2 Le système aérien du *Stylosanthes*

La biomasse aérienne fraîche de *Stylosanthes* et le nombre de pieds par hectare ont été estimés respectivement par la pesée et le comptage sur 5 quadrats de 1m² positionnés sur un transect diagonal de la parcelle.

1.3.3 Les systèmes racinaires

La méthode des relevés des profils racinaires permet une estimation du degré de colonisation et de distribution des racines dans le sol. Cinq emplacements (placettes) ont été désignés par parcelle de manière à couvrir une surface maximale. Deux profils, un vertical et un horizontal, ont été réalisés par placette. Pour le profil vertical, les fosses (1,5m de long x 1

m de large x 1m de profondeur) ont été creusées perpendiculairement à la ligne de plantation pour SG, et suivant la même orientation pour la Jachère. Pour le profil horizontal, au niveau de chaque fosse, le sol de surface a été découpé sur 10 cm de profondeur dans le sens des lignes de plantation.

Sur chaque profil, quatre échantillons de sol de 1000 cm³ ont été prélevés en surface entre les lignes de semis pour SG et de 30 cm en 30 cm pour la Jachère. Sur la surface observée du profil vertical, un échantillon de sol a aussi été prélevé chaque 10 cm, sur 60 cm de profondeur. Cela représente un total de 9 échantillons de sol par fosse. Ils ont été pesés, et les racines ont été extraites manuellement. Les racines ont ensuite été pesées, puis scannées en nuance de gris, au scan EPSON TWAIN PRO (32bit). Elles ont été mises en étuve pendant 10 jours à 70°C, puis elles ont été pesées.

Le logiciel Winrhizo est utilisé pour scanner les racines extraites et analyser leur morphologie. Ce produit de Regent Instruments Inc. permet d'évaluer la morphologie racinaire, en précisant la longueur, la surface et le diamètre des racines. Il permet ainsi d'obtenir une répartition de la longueur par classe de diamètre, de même que la topologie et le volume calculé des racines. Les choix des paramètres sont les suivants : 400 dpi pour la résolution de l'image et scan « grey level ». Afin d'affiner l'analyse, un filtre est paramétré permettant ainsi de supprimer les éléments de taille égale ou inférieure à 0,1 µm. Les particules plus grosses pouvant être confondues avec les racines sont supprimées à l'aide d'outils « dessins ». Les valeurs numériques sont calculées et répertoriées dans un fichier au format .xls par le logiciel.

Une grille d'observation (1mx0.6m) subdivisée en mailles de 10 cm² a été utilisée pour repérer et dénombrer le nombre d'impacts au niveau des profils. C'est une approche de terrain qui permet d'obtenir des valeurs de densité et de distribution racinaire (Kucke, Schmid et al. 1995).

1.3.4 Caractérisation de la structure du sol

1.3.4.1 L'indice des vides (e)

Il faut distinguer deux dates pour le prélèvement des échantillons : mai 2012 et février 2013. En mai 2012, les mesures ont été réalisées à partir d'un échantillonnage représentatif des parcelles. Des cylindres métalliques de 100 cm³ (5cm de hauteur) ont été utilisés pour effectuer les prélèvements sur les niveaux 0-5, 5-10, 10-15 et 15-20cm de profondeur, avec 5 répétitions par parcelle. En février 2013, les mesures ont été réalisées à partir des échantillons de sol (1000cm³), prélevés au niveau des profils pour évaluer le système racinaire. La terre fraîche a été pesée, mise en étuve à 105°C pendant 48h et pesée à nouveau. La densité apparente, correspondant à la masse sèche par unité de volume de sol en place (en g/cm³), a été déduite des mesures (Campbell, Soane et al. 1994), puis l'indice des vides (e) a été calculé à partir de la formule - d'après Hénin (1977) - suivante :

$$(e) = \frac{D_r - D_a}{D_a}$$

Avec D_r pour la densité réelle et D_a pour la densité apparente. Pour les sols étudiés la valeur de 2.41 a été retenue pour D_r (Dorel, Roger-Estrade et al. 2000).

1.3.4.2 La caractérisation de l'espace poral par analyse d'image

En mai 2012, six échantillons de sol non remanié ont été prélevés dans des boîtes en carton (13cm x 18cm x 6 cm *i.e.* largeur x hauteur x épaisseur) à partir de la surface. En février 2013, au niveau d'une fosse par parcelle élémentaire jugée représentative, trois échantillons de sol non remanié ont été prélevés à partir de la surface. Les échantillons ont été séchés dans un dispositif d'échange eau-acétone (Moran, McBratney et al. 1989) puis imprégnés dans de la résine polyester contenant un colorant fluorescent (Ringrose-Voase 1996). Après polymérisation, les échantillons ont été coupés au moyen d'une scie équipée d'un disque diamanté dans le sens de la hauteur. Une face de section interne a été choisie et polie, si elle présentait trop d'irrégularités sur le plan de découpe. Deux images de l'échantillon, une réalisée sous UV et l'autre sous lumière blanche, ont été numérisées en niveaux de gris avec une résolution de 30 μm par pixel. Ces images ont ensuite été traitées par le logiciel, Visilog Xpert version V6.8, de l'éditeur NOESIS.

Les données issues de l'analyse permettent de mesurer la proportion de surface occupée par les porosités (a en mm^2) par rapport à la surface totale de l'image. Les pores sont individualisés suivant leur taille : le périmètre est calculé sur l'image (mm) et leur forme selon un indice d'allongement (Coster and Chermant 1985). Cet indice de forme I_s , est tel que :

$$I_s = \frac{\text{périmètre}^2}{4\pi a}$$

Il permet un classement des porosités selon trois classes de taille et trois classes de forme en relation avec leur origine probable : fissurale, biologique ou d'assemblage (Hallaire and Cointepas 1993).

Le tableau 6 présente cette classification. Nous proposons d'utiliser la même terminologie pour décrire la porosité dans notre étude.

Tableau 6 : Classification morphologique des macropores en fonction de leur taille (exprimée par leur aire a) et de leur forme (exprimée par leur indice d'allongement e), selon Hachicha et Hallaire (2002)

		Forme du macropore		
		Pore tubulaire $e < 2,5$	Fissure $2,5 < e < 10$	Pore d'assemblage $e > 10$
Taille du macropore	Petit $a < 0,02 \text{ mm}^2$	T1	F1	A1
	Moyen $0,02 \text{ mm}^2 < a < 0,5$	T2	F2	A2
	Gros $a > 0,5 \text{ mm}^2$	T3	F3	A3

1.3.4.3 La mesure de la conductivité hydraulique (K)

Nous avons utilisé un infiltromètre à disque, avec une base de 8 cm de diamètre. Son fonctionnement, ainsi que les hypothèses pour l'application de l'équation de Wooding (1968) pour le calcul de la conductivité hydraulique en fonction du potentiel matriciel $K(h)$, sont décrits par Ankeny *et al.* (1991) et Coutadeur *et al.* (2002).

La conductivité hydraulique (K en m/s) a été mesurée à plusieurs périodes : en avril 2010, juin 2011, mai 2012 et en février 2013 au moment des observations. Trois à cinq mesures ont été réalisées par traitement et par campagne de mesure. Toutes les mesures ont été effectuées à la surface du sol et caractérisent en conséquence la conductivité de la zone allant approximativement jusqu'à 15 cm de profondeur (profondeur maximale des bulbes d'humectation observées). Lors des mesures d'avril 2010 à mai 2012, l'infiltromètre était positionné de manière à avoir une représentativité maximale de la parcelle. Pour les mesures réalisées en février 2013, l'infiltromètre a été placé au niveau des emplacements prévus pour la réalisation des profils et le prélèvement des échantillons de sol pour l'évaluation du système racinaire et l'imprégnation résine. Pour assurer un contact optimal de la base de l'infiltromètre avec la surface du sol, nous avons intercalé un disque en éponge (épaisseur de 4mm sous sa forme imbibée) découpé au même diamètre que le disque de l'infiltromètre, en remplacement du sable de Fontainebleau généralement préconisé (Coquet, Boucher *et al.* 2000). Les taux d'infiltration ont été mesurés à quatre potentiels de rétention d'eau (-1 kPa, -0.6 kPa, -0.3 kPa, -0.1kPa) dans le sens ascendant et au même endroit. Les mesures ont été notées en condition de flux permanent à partir de trois mesures successives stables par niveau de potentiel.

1.3.4.4 La détermination de la taille des pores fonctionnels.

La taille moyenne de la porosité fonctionnelle (λ_m en m) est déterminée pour chaque intervalle de potentiel suivant la théorie de Philip (1969) par la formule :

$$\lambda_m = \frac{\sigma}{g \times \rho_w} \times \alpha$$

Avec σ , la tension de surface de l'eau en g/m², ρ_w la densité de l'eau en g/m³, et g la constante de pesanteur m/s².

1.4 L'analyse et le traitement statistique des données

Les analyses statistiques sont exécutées sur le logiciel d'analyse statistique R (R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http : //www.R-project.org/.](http://www.R-project.org/)).

Préalablement à l'analyse, la normalité de distribution des données est testée pour toutes les variables à l'aide du test Shapiro-Wilk, puis l'homogénéité des variances par le test de Levene si le test de Shapiro-Wilk s'avère positif. Pour les données qui présentent une distribution paramétrique, des analyses de variance (ANOVA) sont utilisées pour tester l'effet des facteurs ou des tests t pour comparer les moyennes. Dans le cas contraire, des

tests non paramétriques de Kruskal-Wallis sont effectués pour tester les effets facteurs et le test de Wilcoxon pour la comparaison de moyennes. Lorsqu'une différence significative est établie, un test de comparaisons multiples par paire est proposé, tel que le test de comparaisons multiples HSD de Tukey (dans le cas d'une ANOVA à un facteur) ou un test de comparaison réalisé avec «kruskalmc» du package «pgirmess» de R (dans le cas d'un test de Kruskal-Wallis). Le seuil de significativité testé pour les comparaisons est tel que : $p \leq 5\%$.

- Pour la partie essai « SG vs Jachère », les corrélations entre (e) et le nombre d'impacts sur le profil vertical ont été établies avec un test de Pearson pour SG (distribution paramétrique) et un test de Spearman pour la Jachère (distribution non paramétrique).
- Pour la partie comparaison des traits racinaires entre peuplement et individuel, des coefficients de corrélation, entre l'indice des vides (e) du sol et la répartition en classe de diamètre des longueurs racinaires (distribution non paramétrique) ont été calculés par un test de Spearman.

Les résidus des données de K transformées par \log_{10} présentant une distribution normale, nous avons utilisé $\log_{10}K$ pour l'analyse statistique. Le tableau 7 répertorie les tests statistiques utilisés pour traiter les données de l'essai « SG vs Jachère ».

Essai SG vs Jachère				
Variable	X	Trait	(e)	Prof.
(e)		ANOVA		ANOVA
Racines :				
Poids (g)		Wilcoxon		Kruskal-Wallis
Volume (cm ³)		Wilcoxon		Kruskal-Wallis
Diamètre (mm)		Wilcoxon		Kruskal-Wallis
SRL (m/g)		Wilcoxon		Kruskal-Wallis
DLR (m/m ³)		Wilcoxon		Kruskal-Wallis
RTD (g/cm ³)		Wilcoxon		Kruskal-Wallis
Classe de diamètre		Kruskal-Wallis		
Nb. Impacts profil horiz.		Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis	
Nb. Impacts profil vertical		Kruskal-Wallis	Kruskal-Wallis tot. ANOVA/niveau	ANOVA(SG) Kruskal-Wallis (Jach.)
Profondeur racines	max.	Kruskal-Wallis		
Distribution impacts profils		Kruskal-Wallis		
Infiltrométrie				
$\log_{10}K$		ANOVA		
λ_m		ANOVA		
Porosité				
Porosité totale		ANOVA		
T1, T2, F2, A3		ANOVA		
T3, F1, F3, A2		Kruskal-Wallis		

Tableau 7 : Types d'analyses statistiques utilisés pour tester l'effet des facteurs (Trait. = traitement ; (e) = indice des vides du sol ; Prof. = profondeur), sur les différentes variables.

2 Résultats

2.1 Les paramètres de la structure du sol

2.1.1 La conductivité hydraulique

La conductivité hydraulique de la Jachère est significativement supérieure à celle de l'état initial, pour les potentiels de -1kPa, - 0.8kPa, -0.6 kPa et -0.45kPa. Elle est aussi significativement supérieure à celle de SG pour le potentiel de -1kPa (*tableau 8 et figure 10*).

SG présente une évolution intermédiaire entre la Jachère et l'état initial pour les potentiels de -0.8kPa à - 0.45kPa. Pour les potentiels allant de -0.3kPa à -0.1kPa, K ne diffère pas entre les deux traitements et par rapport à l'état initial.

Tableau 8 : Valeurs moyennes de $\log_{10}K$ des différents traitements suivant le potentiel hydrique appliqué. Les traitements qui diffèrent significativement ($p < 0.05$) sont suivis de lettres distinctes. Les données sont les moyennes \pm les écarts types

Potentiel hydrique (kPa)	Initial (mai 2012)	Jachère (Fév. 2013)	SG (Fév. 2013)
-1	-6.63 \pm 0.19 (a)	-5.99 \pm 0.17(b)	-6.40 \pm 0.35 (a)
-0.8	-6.54 \pm 0.24 (a)	-5.84 \pm 0.15 (b)	-6.18 \pm 0.39 (ab)
-0.6	-6.23 \pm 0.16 (a)	-5.62 \pm 0.15 (b)	-5.88 \pm 0.40 (ab)
-0.4.5	-5.92 \pm 0.27 (a)	-5.36 \pm 0.17 (b)	-5.48 \pm 0.40 (ab)
-0.3	-5.57 \pm 0.25 (a)	-5.07 \pm 0.17 (a)	-5.11 \pm 0.41 (a)
-0.2	-4.9 \pm 0.23 (a)	-4.65 \pm 0.13 (a)	-4.65 \pm 0.18 (a)
-0.1	-4.32 \pm 0.26 (a)	-4.32 \pm 0.16 (a)	-4.22 \pm 0.07 (a)

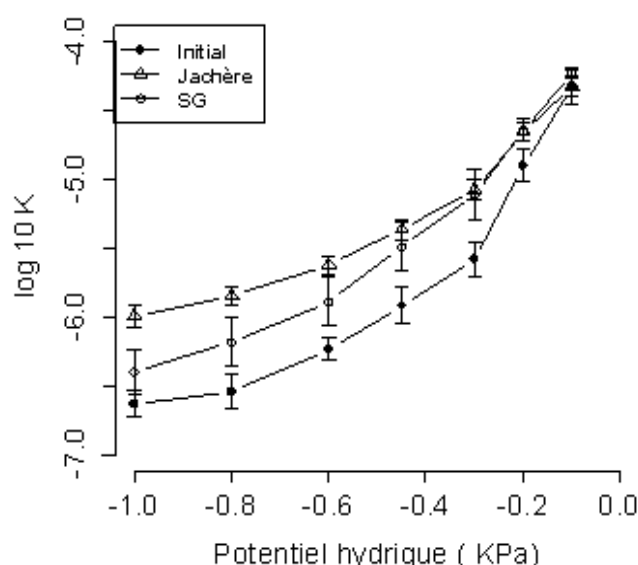


Figure 10 : Evolutions des valeurs moyennes de $\log_{10}K$ pour la parcelle entre mai 2012 (Initial) et février 2013 (Jachère et SG). Les données sont les moyennes \pm les écarts types.

2.1.2 La porosité fonctionnelle

Comparée à l'état initial, le traitement SG présente une augmentation significative de λ_m pour les rayons équivalents (r_{eq}) inférieurs à 0.45 mm et une diminution significative pour les rayons équivalents (r_{eq}) supérieurs à 0.45 mm (*tableau 9*).

Comme pour SG, la Jachère a un λ_m significativement inférieur à l'état initial pour le potentiel hydrique de -0.3kPa à -0.1kPa ($p<0.05$). Pour les autres intervalles de potentiel, -1kPa à -0.6 kPa et -0.6 kPa à -0.3 kPa, il n'y a pas de différence entre la Jachère et l'état initial. Le λ_m de la Jachère se différencie significativement de SG pour les potentiels -0.6kPa à -0.3kPa.

Tableau 9 : Valeurs moyennes de λ_m pour les rayons équivalents moyens (r_{eq}) pour les intervalles de potentiels hydriques considérés. Les traitements qui diffèrent significativement ($p<0.05$) sont suivis de lettres distinctes. Les données sont les moyennes \pm les écarts types.

Potentiel hydrique (kPa)	Initial (mai 2012)	Jachère (Fév. 2013)	SG (Fév. 2013)
-1 à -0.6	0.07 \pm 0.052 (a)	0.12 \pm 0.04 (ab)	0.18 \pm 0.05 (b)
-0.6 à -0.3	0.22 \pm 0.09 (a)	0.21 \pm 0.06 (a)	0.40 \pm 0.11 (b)
-0.3 à -0.1	1.10 \pm 0.25 (a)	0.57 \pm 0.13 (b)	0.60 \pm 0.13 (b)

2.1.3 L'indice des vides (e)

Les mesures de (e) incluant l'état initial sont données pour des profondeurs allant de 0 à 20cm (0-10cm et 10-20cm). L'ANOVA, décèle une différence significative entre les (e) ($p < 2.85e-10$). Le test de comparaisons multiples des moyennes de Tukey (à 95% de confiance), permet de distinguer trois groupes (a, b, c) présentant des indices des vides significativement différents (*figure 11 de gauche*). SG, présente le plus fort indice de vide comparé à la Jachère et à l'état initial. Les valeurs de (e) ne varient pas entre les deux profondeurs d'échantillonnage concernées au niveau de chaque traitement ($p<0.987$).

Pour les autres profondeurs, seuls les traitements Jachère et SG ont été évalués. Au niveau global, l'ANOVA indique une valeur de (e) plus importante, significative pour les valeurs moyennes de SG comparées à celles de la Jachère. ($p<3e-06$).

Pour tester les différences entre traitements par profondeur, les données étant non paramétriques, des tests de Wilcoxon sont utilisés (*figure 11 de droite*). La Jachère et SG se différencient significativement pour les (e) à certaines profondeurs : de 0 à 20cm et 40 à 60cm, SG présentant toujours un (e) plus fort. Entre 20 et 40cm de profondeur, les (e) ne montrent pas de différence significative.

Pour la Jachère, (e) augmente significativement avec la profondeur ($p=0.000$). Les profondeurs 0-10cm et 50-60cm présentent les différences significatives relevées.

Pour SG, on ne trouve pas de variation significative de (e) avec la profondeur ($p=0.068$).

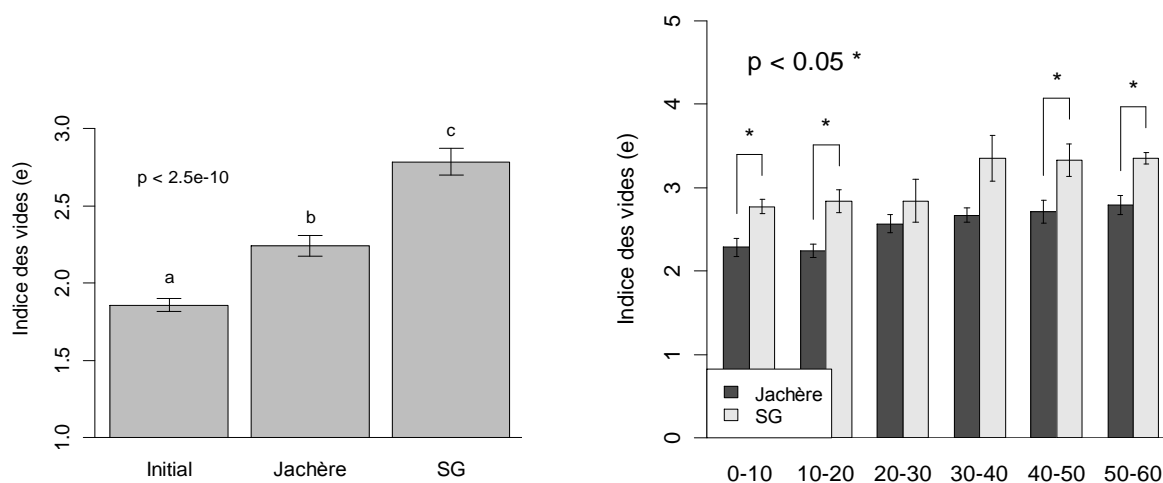


Figure 11 : A gauche, évolution de (e), de l'état Initial au terme de l'essai pour les deux traitements (Jachère et SG). Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des lettres différentes.

A droite, variation de (e) entre traitements par profondeur. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des (*).

2.1.4 La caractérisation de l'espace poral

Les traitements n'ont pas d'effet sur la proportion de porosité totale. En février 2013, la Jachère et SG ne se différencient ni entre eux ni de l'état initial de mai 2012.

La distribution de la porosité suivant les formes et les tailles varie en fonction des traitements (figure 12).

Les porosités de faible taille représentent moins de 0.1% de la porosité totale indépendamment des traitements. Elles ne sont pas présentes dans les morphologies de type assemblage (A1) et de type fissural (F1). Une proportion très faible de pores tubulaires dans cette classe de taille (T1) est décelée. Les traitements n'ont pas d'effet.

Dans les porosités de taille moyenne, on n'observe pas variations significatives de la proportion de porosités de type tubulaire (T2) et de type fissural (F2) entre les traitements et par rapport à l'état initial de 2012. Par contre, pour les porosités d'assemblage (A2), une diminution significative pour la Jachère et SG est observée par rapport à l'état initial ($p < 0.002$). SG et la jachère ne montrent pas de différence significative dans cette classe (A2).

Les porosités de grande taille représentent les plus fortes proportions de porosités mises en évidence par les traitements d'image. Elles sont essentiellement constituées de porosités d'assemblage (A3) pour près de 60%. Pour ces porosités d'assemblage de grande taille (A3), il n'y a pas de variation significative par rapport à l'état initial de 2012 et entre traitements.

On n'observe pratiquement pas de porosités de type tubulaire (T3) dans cette classe (moins de 0.05%). il n'y a pas de variation significative par rapport à l'état initial de 2012 et entre traitements.

Pour les porosités de type fissural de grande taille (F3), on note une augmentation significative ($p = 0.000$) de 140% de la proportion en SG (4.26 ± 0.64) par rapport à l'état initial (1.77 ± 0.40). La Jachère (3.56 ± 0.25) montre une valeur de proportion intermédiaire, qui ne la différencie pas de l'état initial et de SG.

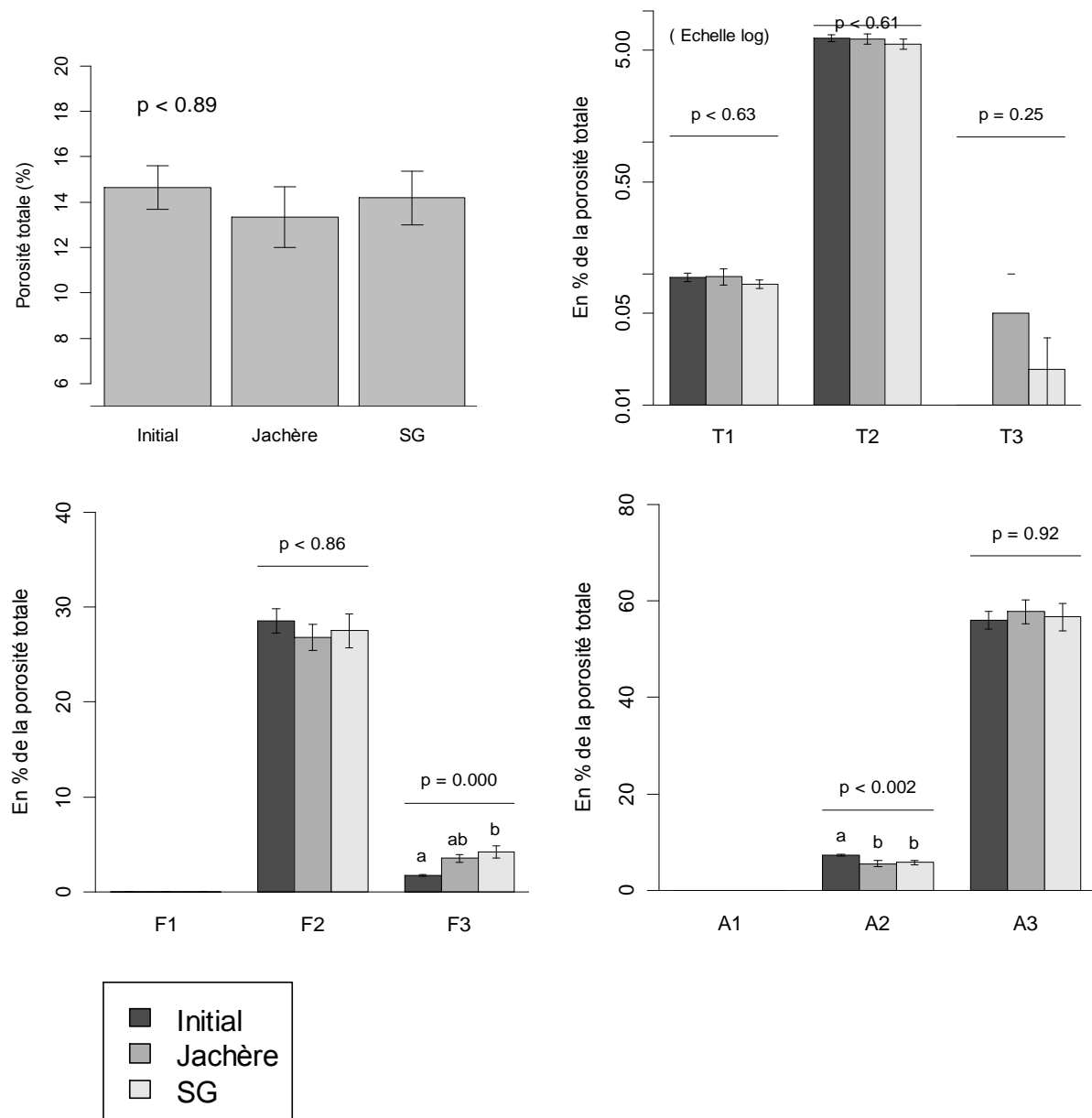


Figure 12 : Proportion moyenne de la porosité par rapport à la surface totale et distribution de la porosité en proportion de la porosité totale, en fonction de la taille et de la forme pour tous les traitements, et de l'état initial de 2012. Se référer au tableau 1, pour la définition des paramètres de formes (T, F et A) et de tailles (1 ; 2 et 3). Des tests d'ANOVA (pour porosité totale, T1, T2, F2, et A2) et de Kruskal Wallis (pour T3, F3 et A3) sont utilisés pour tester l'effet traitement sur la répartition de la porosité. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.2 Les couverts végétaux

2.2.1 Parties aériennes

2.2.1.1 *Stylosanthes guianensis*

La biomasse aérienne du *Stylosanthes guianensis* mesurée après 6 mois est de 55,1 tonnes de masse fraîche par hectare ($cv = 0.13$). C'est un développement très supérieur à la moyenne retrouvée dans la littérature d'autant plus que la durée de croissance est courte : la biomasse aérienne rapportée est comprise entre 20 et 40 t/ha/an (Husson, Charpentier et al. 2008).

2.2.1.2 Jachère

La végétation spontanée, observée sous jachère naturelle avant implantation de l'essai SG vs Jachère en mai 2012, se compose d'une seule espèce, le *Paspalum conjugatum*. C'est une graminée pérenne à croissance stolonifère. Lors de la récolte des données en février 2013, plusieurs espèces sont recensées. *Wedelia tribolata* (nom vernaculaire, patte de canard) représente près 90% de l'ensemble des espèces, *Bidens pilosa* (nom vernaculaire, herbe à aiguilles) environ 5% et *Rottboellia cochinchinensis* (nom vernaculaire, herbe à riz) pour près 2%. Des lianes (*Ipoméa spp.*) et des graminées représentent environ 3% des autres espèces rencontrées.

2.2.2 Parties racinaires

2.2.2.1 Les traits morphologiques et les valeurs quantitatives des racines

Les analyses portent sur le poids, le volume, le diamètre, la DRL, la RTD et la SRL des racines échantillonnées sur les profils allant de 0 à 60cm de profondeur, tous les 10cm (tableaux 10 et 11). Sans distinction de niveau de profondeur, on n'observe pas de différence significative entre SG et la Jachère. Seul le diamètre racinaire moyen est significativement plus important pour SG ($p = 2,74.10^{-16}$).

Si l'analyse est réalisée en fonction de la profondeur, le poids, le volume, la DRL et la RTD sont significativement plus importants pour la Jachère entre 0 et 10cm. Par contre, entre 50 et 60cm, le poids, le volume, le diamètre et la DRL sont significativement plus élevés pour SG. Pour les autres profondeurs, il n'y a pas de différence sauf pour le diamètre des racines de SG qui reste significativement toujours supérieur à celui de la Jachère. Quelle que soit la profondeur, la SRL ne montre aucune variation significative entre les deux traitements. Pour le traitement SG, la DRL, le poids et le volume des racines diminuent significativement pour certaines profondeurs : 0-10cm et 50-60cm pour le poids et le volume et 0-10cm et 40-60 pour la DRL ($p=0.000$; $p=0.002$; $p= 0.010$ respectivement). La RTD, le diamètre et la SRL ne varient pas avec la profondeur. Pour le traitement Jachère, la DRL, le poids et le volume des racines diminuent significativement pour les profondeurs 0-10cm et 40-60cm ($p=5.391.10^{-07}$; $p=8.889.10^{-06}$; $p=1.255.10^{-05}$ respectivement). Le diamètre des racines diminue aussi significativement avec la profondeur ($p=0.000$). Ainsi, la profondeur 0-10cm présente des racines de diamètre 2 fois supérieur par rapport aux autres profondeurs.

Prof.	Var. (racine)	P-value	SG	Jachère
00 - 10	DRL (m/m ³)	2,57.10 ^{-06*}	5529 ± 2668	11780 ± 2829
	Poids (g)	0,011*	0,37 ± 0,23	0,64 ± 0,38
	RTD (g/cm ³)	0.001*	0.57 ± 0.12	0.45 ± 0.07
	Volume	0.000*	0,61 ± 0,28	1,43 ± 0,68
	Diamètre	5.97.10 ^{-08*}	0,46 ± 0,15	0,08 ± 0,02
	SRL (m/g)	0.117	18.2 ± 9.31	24.2 ± 14.16
10 - 20	DRL (m/m ³)	0.117	3298 ± 1579	5707 ± 2206
	Poids (g)	0,600	0,27 ± 0,29	0,24 ± 0,15
	RTD (g/cm ³)	0.347	0.64 ± 0.32	0.43 ± 0.07
	Volume	0.400	0,39 ± 0,38	0,61 ± 0,39
	Diamètre	0.008*	0,43 ± 0,19	0,04 ± 0,01
	SRL (m/g)	0.460	23.4 ± 16.8	30.7 ± 17.6
20 - 30	DRL (m/m ³)	0.460	2975 ± 2859	1853 ± 761
	Poids (g)	0,750	0,18 ± 0,15	0,12 ± 0,08
	RTD (g/cm ³)	0,347	0.42 ± 0.11	0.48 ± 0.12
	Volume	0,464	0,38 ± 0,38	0,26 ± 0,17
	Diamètre	0.008*	0,47 ± 0,48	0,04 ± 0,01
	SRL (m/g)	0.754	23.6 ± 14.2	19.0 ± 7.29
30 - 40	DRL (m/m ³)	0,347	2171 ± 1250	1935 ± 1737
	Poids (g)	0,675	0,16 ± 0,13	0,13 ± 0,13
	RTD (g/cm ³)	0,529	0.42 ± 0.04	0.51 ± 0.15
	Volume	0,81	0,39 ± 0,32	0,31 ± 0,32
	Diamètre	0.008*	0,53 ± 0,23	0,04 ± 0,01
	SRL (m/g)	0,754	16.7 ± 5.93	17.0 ± 4.51
40 - 50	DRL (m/m ³)	0,117	1489 ± 467	909 ± 514
	Poids (g)	0,289	0,07 ± 0,02	0,06 ± 0,04
	RTD (g/cm ³)	0,346	0.41 ± 0.06	0.56 ± 0.34
	Volume	0,341	0.20 ± 0.06	0,16 ± 0,14
	Diamètre	0.008*	0,41 ± 0,06	0,04 ± 0,01
	SRL (m/g)	0,251	18.1 ± 4.09	16.0 ± 8.53
50 - 60	DRL (m/m ³)	0,009*	1267 ± 466	412 ± 266
	Poids (g)	0,026*	0,06 ± 0,01	0,03 ± 0,02
	RTD (g/cm ³)	0,675	0.40 ± 0.07	0.60 ± 0.43
	Volume	0,037*	0,16 ± 0,07	0,06 ± 0,05
	Diamètre	0.008*	0,41 ± 0,06	0,04 ± 0,01
	SRL (m/g)	0.117	19.6 ± 3.69	18.7 ± 13.7
00 - 60	DRL (m/m ³)	0.177	3700 ± 2650	6437 ± 5439
	Poids (g)	0,645	0,25 ± 0,22	0,35 ± 0,37
	RTD (g/cm ³)	0.332	0.51 ± 0.16	0.49 ± 0.19
	Volume	0.324	0,45 ± 0,3	0,79 ± 0,76
	Diamètre	2,74.10 ^{-16*}	0,45 ± 0,15	0,06 ± 0,03
	SRL (m/g)	0.605	19.3 ± 9.65	22.1 ± 12.8

Tableau 10 : Test des effets des traitements par niveau de profondeur sur les variables racinaires
Test de Kruskal-Wallis pour les valeurs de P-value. Les valeurs représentent les moyennes ± les écarts types.

	P-value	00-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60
Variables SG							
DRL (m/m ³)	p=0.000*	a	ab	ab	ab	b	b
Poids (g)	p=0.002*	a	ab	ab	ab	ab	b
RTD (g/cm ³)	p=0.124	-	-	-	-	-	-
Volume (cm ³)	p=0.010*	a	ab	ab	ab	ab	b
Diamètre (mm)	p=0.917	-	-	-	-	-	-
SRL (m/g)	p=0.917	-	-	-	-	-	-
Variables jachère							
DRL (m/m ³)	p=5.39.10 ⁻⁷ *	a	ab	ab	ab	b	b
Poids (g)	p=8.88.10 ⁻⁶ *	a	b	ab	ab	b	b
RTD (g/cm ³)	p=0.976						
Volume (cm ³)	p=1.25.10 ⁻⁵ *	a	ab	ab	ab	b	b
Diamètre (mm)	p=0.000*	a	b	b	b	b	b
SRL (m/g)	p=0.366	-	-	-	-	-	-

Tableau 11 : Test de Wilcoxon de comparaison de moyenne en fonction des profondeurs sur les variables racinaires par traitement. Les valeurs sont présentées dans le tableau 10 (moyennes ± les écarts types).

Classe diamètre	P-value	Jachère	SG
0 à 0,5mm	0.284	0.75 ± 0,18	0.78 ± 0.13
0,5 à 1,0mm	0.117	0.22 ± 0.56	0.17 ± 0.56
1,0 à 1,5mm	0.950	0.025 ± 1.10	0.020 ± 0.95
1,5 à 2,0mm	0.010*	0.00 ± 1.98	0.01 ± 1.51
2,0 à 2,5mm	0.000*	0.000	0.003 ± 1.19
2,5 à 3,0mm	0.003*	0.000	0.002 ± 2.28
>3 mm	0.003*	0.000	0.003 ± 2.63
3,0 à 3,5mm	0.022*	0.000	0.001 ± 3.03
3,5 à 4,0mm	-----	0.000	0.000
4,0 à 4,5mm	0.155	0.000	0.000 ± 4.95

Tableau 12 : Effets des traitements sur la répartition proportionnelle des longueurs racinaires par classe de diamètre. Les différences significatives (p< 5%) décelées par test de Kruskal-Wallis sont signalées par des (*). Les valeurs représentent la moyenne ± cv.

2.2.2.2 Les classes de distribution du diamètre des racines

La répartition proportionnelle des longueurs de racines en classe de diamètre (*tableau 12*) révèle que plus de 96 % des racines ont un diamètre inférieur à 1mm. Dans cette classe, il n'y a pas de différence significative entre la Jachère et SG ($p=0.195$).

Des différences significatives existent à partir des classes supérieures à 1.5mm de diamètre. Mais les proportions de longueur de racine concernées, moins de 0.00 %, sont extrêmement faibles.

2.2.3 Les impacts racinaires

2.2.3.1 Les impacts racinaires sur le profil horizontal

Le nombre d'impacts relevé sur le plan horizontal (*figure 13*), situé à 10cm de profondeur et pour une surface $0.6m^2$ (100cm x 60cm), ne présente pas de différence significative entre la Jachère (1022 ± 0.22) et SG (836 ± 0.83) ($p<0.262$).

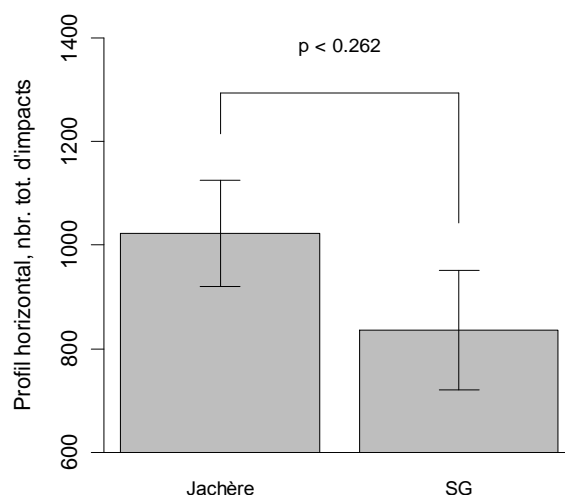


Figure 13 : Effets traitement sur le nombre total d'impacts sur le profil horizontal. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.2.3.2 Les impacts racinaires sur le profil vertical.

Le nombre d'impacts total moyen est significativement supérieur ($p=5.535e-05$), pour SG (162 ± 0.5) comparé à la Jachère (91.8 ± 0.92). Cette différence est valable pour toutes les profondeurs sauf au niveau 0-10cm (*figure 14*). Le nombre d'impacts diminue significativement avec la profondeur pour SG ($p<0.000$) et la Jachère ($p=7.608e-06$). Cette diminution est progressive. Pour SG, seul le niveau 80-90cm se différencie des niveaux 0-10cm et 10-20cm (test de comparaisons multiples HSD de Tukey pour SG à 95% de confiance). Pour la Jachère, les profondeurs allant de 70 à 90cm sont significativement différentes des niveaux 0-10cm et 10-20cm.

Des tests de corrélation, de Pearson pour SG et de Spearman pour la Jachère, révèlent aussi des coefficients de corrélation forts entre (e) et le nombre d'impacts : $r = -0.61$ et $Rho = -0.77$ respectivement. Les probabilités associées sont très significatives, avec $p<0.000$ dans les deux cas.

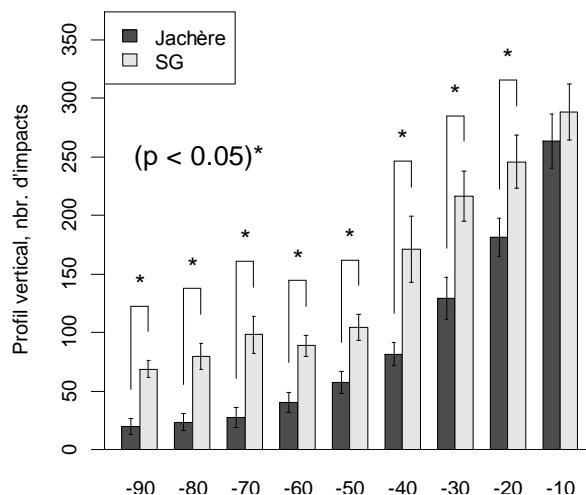


Figure 14 : Effets des traitements sur le nombre d'impacts, sur le profil vertical en fonction de la profondeur. Comparaison entre traitements du nombre d'impacts par profondeur (Test de Wilcoxon). Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur. Les différences significatives ($p < 0.05$) sont signalées par des (*).

2.2.4 L'étendue de la zone de prospection racinaire

Comme précédemment, nous ne considérerons que la profondeur moyenne maximale d'enracinement (DVmax). DVmax, ne varie pas significativement selon le traitement ($p=0.439$) : Jachère (-88cm) et SG (-90).

2.2.5 La distribution des racines au niveau des profils.

Rappel : cette mesure considère la proportion de surface unitaire d'observation (10cm x 10cm), sur le profil horizontal (SWRh) pour une surface totale de 100cm x 60cm (longueur x largeur), et vertical (SWRv) pour une surface totale de 100cm x 90cm (largeur x profondeur), ayant au moins un impact racinaire.

Sur le profil horizontal, pour les deux traitements, 100% des surfaces unitaires montrent au moins un impact racinaire.

Sur le profil vertical, SG (100%) se distingue significativement de la Jachère ($89 \pm 0.20\%$), ($p= 5.597e-06$).

3 Discussion

Les résultats de notre expérimentation montrent que le *Stylosanthes* a un effet améliorant sur la structure du sol par une augmentation de l'indice des vides (e) par rapport à l'état initial et par rapport à la Jachère et, que les effets des racines du *Stylosanthes* sont différenciables de ceux des racines de la végétation se développant spontanément dans une parcelle laissée en jachère sur la structure du sol. Ces effets modifient principalement les valeurs de K et de (e).

Des évolutions significatives de (e) et de K , par rapport à l'état initial et entre traitements, sont notées. Ces deux paramètres sont considérés comme importants pour juger des qualités agronomiques d'un sol (Arshad and Coen 1992; Cannell and Hawes 1994). Des variations de (e) sont révélatrices de modifications qui affectent le système poral (Rasmussen 1999). Des données comparant des situations de sols travaillés à des sols non travaillés révèlent soit une augmentation (Arshad, Franzluebbers et al. 1999), soit une diminution (Heard, Klavivko et al. 1988; Lampurlanés and Cantero-Martínez 2006) ou soit une équivalence (Fuentes, Flury et al. 2004) de K en condition non travaillée. Cette variabilité est caractéristique d'un paramètre qui est lié à de nombreux facteurs. Néanmoins, des relations ont été établies entre K et le volume des porosités (Aura 1988), traduisant les liens entre ces éléments. Les modifications observées peuvent être expliquées par les effets des traitements expérimentés sur la structuration du sol. Cela constitue le point central de la discussion.

Nous remarquons que la conductivité hydraulique (K), l'indice des vides et la porosité fonctionnelle (λ_m), sont différents entre SG et la Jachère.

En SG, malgré une faible variation de K par rapport à l'état initial, l'indice des vides et la structure porale sont significativement modifiés. Ainsi, (e) augmente de 50% par rapport à l'état initial. Contrairement à la Jachère, les λ_m subissent des augmentations significatives, qui démontrent un accroissement de la taille des pores fonctionnels pour K allant de -1kPa à -0.3kPa, soit pour un r_{eq} de 0.15mm à 0.50mm. C'est une des raisons probables de l'augmentation de (e).

L'instauration de ces pores peut être aussi liée au « précédent jachère » (dégradation des racines après la destruction qui libère les pores) ou à l'action directe des racines de SG (Bodner, Leitner et al. 2014). Ainsi, SG en lien avec un diamètre moyen important des racines ($0.45\text{mm} \pm 0.15$) peut exercer une pression racinaire forte pouvant produire des ruptures de tension et propager des fissures (Materechera, Dexter et al. 1991; Materechera, Alston et al. 1992; Chen and Weil 2010). Ces fissures contribuent à augmenter l'indice des vides du sol. L'augmentation forte de 140% de la proportion de macroporosités de type fissural (F3) valide ce processus.

La Jachère présente aussi une augmentation de l'indice des vides, moindre qu'en SG, mais tout de même significative par rapport à l'état initial. Les données sur la porosité fonctionnelle montrent que λ_m ne varie pas significativement pour K compris entre -1kPa et -0.3kPa, et que λ_m est significativement plus faible pour K allant de -0.3kPa à -0.1kPa par

rapport à l'état initial. Les variations de λ_m , n'expliquent donc pas l'augmentation de (e). Cela implique qu'une instauration de porosités non fonctionnelles est à l'origine de cette augmentation. De nombreux processus peuvent modifier la structure du sol et créer des porosités en surface (Dexter 1991; Roger-Estrade, Richard et al. 2004). Dans les conditions de notre expérimentation, nous pensons que les fissurations dues aux effets du climat (Bronick and Lal 2005), saison sèche à partir de janvier d'une part et des effets des racines (DRL importante) qui se manifestent par un assèchement du sol (Materechera, Dexter et al. 1991) sont impliquées dans l'augmentation de l'indice des vides observée.

Par ailleurs, la Jachère présente une amélioration significative de K par rapport à l'état initial. Cette évolution paraît normale pour une parcelle en jachère enherbée au cours du temps sous les effets de processus naturels tels que le climat (Rajaram and Erbach 1999; Boizard, Yoon et al. 2013), l'activité des racines (Czarnes, Hallett et al. 2000) et de la faune du sol (Bottinelli, Henry-des-Tureaux et al. 2010; Yvan, Stéphane et al. 2012), qui conduisent généralement à une amélioration de K.

Les modifications de K impliquent des transformations de la connectivité entre les pores. Elles peuvent être rapides et sont généralement plus importantes en début de période pour divers types de sol étudiés (Jirku, V. et al. 2010). Dans notre essai, nous avons procédé aux mesures de K en surface. L'état de la structure porale en surface est dépendante des pratiques et des interventions sur la parcelle. Au vu de l'amélioration de K, nous proposons donc d'examiner cet aspect.

Avant la mise en place de notre expérimentation en 2012, la parcelle était soumise à une fauche régulière (en moyenne tous les deux mois entre avril 2010 et mai 2012) au moyen d'un microtracteur. Malgré l'usage de pneus basse pression, les nombreux passages ont pu provoquer une altération de la conductivité hydraulique par compaction superficielle (Amir, Raghavan et al. 1976). D'autant plus que les conditions d'humidité du sol sont fréquemment défavorables en lien avec des précipitations abondantes (3500 mm/an) et fréquentes (Hamza and Anderson 2005) dans la zone. Cela est en accord avec les phénomènes de compaction et leurs effets fréquemment décrits de par l'utilisation d'outils sur les parcelles (BOIFFIN, PAPY et al. 1988; Soane and Ouwerkerk 1994; Richard, Boizard et al. 1999). Cependant, les sols non travaillés présentent une structure plus stable les rendant moins vulnérables aux effets de ce type de compaction (Ball and Robertson 1994). Par ailleurs, il faut noter que la pratique de la fauche a favorisé le maintien et la prédominance de certaines espèces, en particulier les graminées et a, à l'inverse, diminué l'abondance d'autres espèces comme les dicotylédones. Cette flore composée essentiellement de graminées, avec un réseau racinaire dense en surface (DRL importante selon nos données) a pu avoir un effet tampon face à la compaction provoquée par le roulage du microtracteur, et préserver ainsi la structure porale à un niveau proche de la surface.

Il faut donc considérer que dans son état initial (mai 2012), la parcelle d'expérimentation avait une conductivité hydraulique très dégradée en surface malgré une structure porale toujours favorable. Le début de l'expérimentation sur la parcelle conditionne la suppression des fauches et amène l'arrêt du phénomène de compaction dû

aux passages du tracteur. Dès lors, la mise en place de l'essai va favoriser la remontée rapide de K pour le traitement Jachère, sous l'influence des processus naturels évoqués précédemment, en lien avec le climat, les racines et la faune du sol. Douglas et Koppi (1992), rapportent une restauration de la structure du sol après compactage par les roues en prairie, mais sur un plus long terme. La présence prépondérante de graminées déjà installées, avec une DRL très importante, peut avoir accentué les effets des micro organismes (Schortemeyer, Šantručková et al. 1997), et des racines (Rosolem, Foloni et al. 2002) sur la structuration du sol. De plus, l'évolution de la structure porale révèle une réduction de la porosité d'assemblage de taille moyenne (A2) pour la Jachère comparée à l'état initial de 2012, qui aurait dû amener une diminution de K. C'est donc bien la connectivité entre les porosités qui s'est améliorée, amenant à une augmentation de la conductivité hydraulique.

SG n'a pas d'effet aussi marqué sur la remontée de K, mais présente une évolution intermédiaire. On peut penser que la durée de présence du *Stylosanthes guianensis* (6 mois entre le semis et les observations) est trop courte pour produire des effets significatifs. En effet, un délai suffisamment long est un élément souvent présenté comme nécessaire pour obtenir un effet des racines des *Stylosanthes* sur la structuration (Godefroy 1988; Poss, Hartmann et al. 2004). Il en va de même pour d'autres espèces (Calonego and Rosolem 2010; Munkholm, Heck et al. 2013). De plus, en lien avec la saison, l'expérimentation incluait une période caractérisée par une diminution de la température, de la longueur du jour et des précipitations (décembre à février), non favorable à la croissance du *Stylosanthes* (Torssell, Begg et al. 1968). Il faut tout de même remarquer que la quantité de biomasse aérienne estimée en fin de période est très forte. Cela indique des conditions assez favorables à la croissance.

Par ailleurs, la proportion de porosité totale ne varie pas sous l'effet des traitements.

Les proportions de porosités fissurales de grande taille (F3) augmentent fortement pour SG tandis que les proportions de porosités d'agrégation de taille moyenne diminuent pour SG et la Jachère par rapport à l'état initial. Les mésopores et les macropores sont très impliqués dans la conductivité hydraulique. Néanmoins, selon Lin et al (1996), seulement 10% des macropores et des mésopores conditionnent 89% du flux hydrique total. Cela implique que des transformations sur la majeure partie de ces types de porosité peuvent ne pas avoir de répercussions importantes sur K. C'est une explication possible à la faible variation de K pour SG. Cette mutation dans la répartition des types pores, sans variation de K pour SG, nous amène aussi à constater que les porosités fissurales de grosse taille qui ont été créées, ne sont pas connectées ou ont une connectivité faible. De plus, on constate que les proportions des porosités d'agrégation de grande taille (A3) ne sont pas modifiées. Il est donc probable que ce sont ces types de porosité qui sont les plus impliqués dans les valeurs de K. Cela est en accord avec les analyses de certains auteurs qui accordent aux macropores d'agrégation un rôle plus important dans la perméabilité du sol (Lamandé, Pérès et al. ; Pagliai, Vignozzi et al. 2004).

Les spécificités observées des effets de structuration entre la Jachère et SG sont aussi à relier aux différences de diamètre des racines relevées. Ainsi, la Jachère essentiellement

peuplée d'espèces de type monocotylédone, présente des racines en moyenne plus fines que SG qui est une dicotylédone (Lauenroth and Gill 2003). Cela confère à SG une capacité comparative supérieure à la pénétration du sol (Misra, Dexter et al. 1986; Dexter 1991), mais aussi à la création de plus grandes porosités (Groenevelt, Kay et al. 1984). De plus, la profondeur d'enracinement est généralement donnée comme supérieure pour les dicotylédones, ce qui est en accord avec nos observations.

Néanmoins, les très fortes évolutions des indices des vides du sol relevées sur toute la profondeur du profil questionnent sur l'existence possible d'un biais. Dans notre expérimentation le dispositif expérimental est composé de deux parcelles jointives avec le même historique. La probabilité d'avoir des indices de vides aussi différents (en profondeur) dès l'état initial est donc très faible. Les répétitions, 5 par parcelle et donc par mesure de (e) pour un niveau donné, ne laissent pas apparaître de fortes variabilités pouvant laisser penser à des erreurs de manipulation lors des prélèvements. De plus, ce sont les mêmes opérateurs qui sont intervenus sur les deux parcelles.

Si l'on se réfère aux diverses données de la littérature sur la structuration du sol par des processus naturels (Pagliai, Raglione et al. 1995; Fuentes, Flury et al. 2004), une action significative du *Stylosanthes guianensis* dans un délai aussi court, revêt un caractère exceptionnel. D'autant plus que, selon Godefroy (1988), c'est une espèce qui se caractérise par un établissement lent. Au vu de nos résultats, « le précédent jachère » a instauré des conditions très favorables à la culture du *Stylosanthes guianensis*, et en l'occurrence, une structuration du sol que l'on peut considérer comme optimale. L'importante biomasse aérienne mesurée en témoigne. En lien, on conçoit aisément l'existence d'une biomasse racinaire conséquente et donc des effets potentiellement importants de structuration.

Nos résultats montrent que certaines propriétés de la structure du sol qui conditionnent son fonctionnement sont attribuables aux effets des racines du *Stylosanthes guianensis*. Le diamètre racinaire important et la distribution des racines sur tout le profil expliquent des effets probables sur la fissuration du sol, amenant à une diminution de (e) par l'instauration de macropores de type fissural.

Sous chapitre 3.2 : Les variations des traits racinaires de *Stylosanthes guianensis* en condition individuelle vs en condition de peuplement

Cette partie propose une discussion sur l'évolution observée des traits racinaires entre les deux essais évaluation en individuel et évaluation en peuplement.

Nous avons comparé les données des deux essais pour ensuite discuter des tendances observées et des conséquences pour l'évaluation des espèces.

1 Comparaisons des données des deux essais

1.1 Le système aérien de SG

La biomasse aérienne du *Stylosanthes guianensis* mesurée en peuplement après 6 mois est de 55,1 tonnes par hectare ($cv = 0.13$). C'est un développement très supérieur à la moyenne retrouvée dans la littérature, d'autant plus que la durée de croissance est courte : la biomasse aérienne rapportée est comprise entre 20 et 40 t/ha/an (Husson, Charpentier et al. 2008)

1.2 Le poids, le volume et le diamètre des racines

Pour ces différents traits on observe (*figure 15*) :

- un poids moyen des racines avec des écart-types importants qui montre une valeur supérieure en peuplement (SG) (0.37 ± 0.63), comparé à individuel compacté (SgC), (0.27 ± 0.95) et à individuel ameubli (SgT) (0.20 ± 0.86).
- un volume moyen des racines qui montre de fortes variations avec des valeurs très supérieures pour SgC (1.32 ± 0.75), comparé à SG (0.61 ± 0.46) et à SgT (0.78 ± 0.71).
- un diamètre moyen des racines qui présente des valeurs proches d'un traitement à l'autre : SG (0.46 ± 0.33), SgC (0.45 ± 0.10), SgT (0.41 ± 0.21).

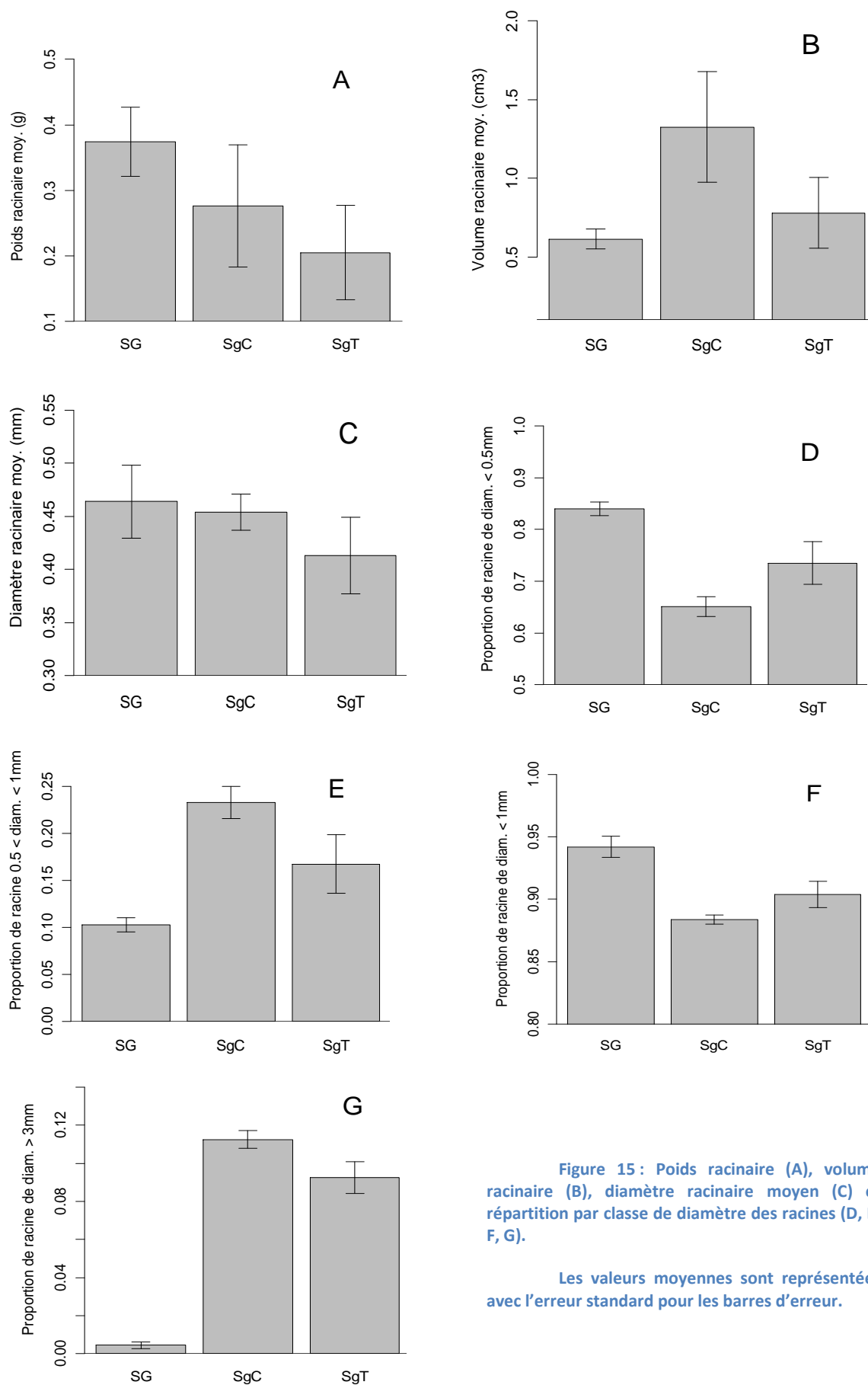


Figure 15 : Poids racinaire (A), volume racinaire (B), diamètre racinaire moyen (C) et répartition par classe de diamètre des racines (D, E, F, G).

Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

1.3 Les classes de distribution du diamètre des racines

Les classes observées, vont de 0 à 4.5 mm, segmentées en 0.5 mm (*tableau 13*). Si on exclut les classes de 2.5 à 3 mm et de 4 à 4.5 mm où il n'y a pratiquement pas de racines, SG montre des différences pour l'ensemble des classes avec SgC, et pour les classes de diamètre supérieur à 1 mm avec SgT. SgC et SgT ne se différencient pas l'une de l'autre quelle que soit la classe considérée.

Les racines de diamètre, allant de 0 à 1 mm inclus, représentent 94%, 88% et 90% de l'ensemble des longueurs pour SG, SgC et SgT respectivement. La prise en considération des classes de 0 à 0.5mm et de 0.5 à 1mm montre que SG a plus de racines dans la classe 0 à 0.5mm, et SgC dans la classe 0.5 à 1mm. Pour les racines de diamètre supérieur à 3mm, SG montre une proportion faible (<1%), inférieure à SgC et SgT (11.2% et 9.2% respectivement).

Classe diamètre	SG	SgC	SgT
0 à 0,5mm	0.83 ± 0,07	0.65 ± 0.08	0.73 ± 0.15
0,5 à 1,0mm	0.10 ± 0.32	0.23 ± 0.21	0.16 ± 0.53
1,0 à 1,5mm	0.02 ± 0.71	0.003 ± 1.38	0.005 ± 1.51
1,5 à 2,0mm	0.015 ± 0.88	0.000	0.000
2,0 à 2,5mm	0.006 ± 1.25	0.000	0.000
2,5 à 3,0mm	0.003 ± 1.56	0.000	0.000
>3 mm	0.004 ± 1.83	0.112 ± 0.11	0.092 ± 0.25
3,0 à 3,5mm	0.002 ± 2.24	0.050 ± 0.00	0.051 ± 0.12
3,5 à 4,0mm	0.000	0.057 ± 0.22	0.036 ± 0.65
4,0 à 4,5mm	0.000 ± 0,4.47	0.002 ± 1.85	0.002 ± 2.82

Tableau 13 : Répartition proportionnelle de la longueur des racines par classe de diamètre. Les valeurs représentent la moyenne ± cv

Variable	SG	SgC	SgT
Poids (g)	0.37±0.63	0.27±0.95	0.20±0.86
Volume (cm3)	0.61±0.46	1.32±0.75	0.78±0.71
Diamètre (mm)	0.46±0.33	0.45±0.10	0.41±0.21
SRL (m/g)	18.2±0.51	21.0±0.73	42.8±0.72
RLD (m/m3)	5528±0.48	7803±0.66	5087±0.61
RTD (g/cm3)	0.57±0.21	0.32±0.89	0.53±1.57

Tableau 14 : Les traits de morphologie et les données quantitatives des racines. Les valeurs représentent la moyenne ± cv.

1.4 La SRL, la DRL et la RTD

Les valeurs moyennes de la SRL pour SG (18.2 ± 0.51) et pour SgC (21.0 ± 0.73) sont inférieures de moitié à celles de SgT (42 ± 0.73). Les valeurs de DRL ne montrent pas de variation entre les traitements (*tableau 14 et figure 16*). La valeur de RTD moyenne est presque deux fois plus importante en peuplement comparée à la plante individuelle en condition compactée (0.57 ± 0.21 contre 0.32 ± 0.89).

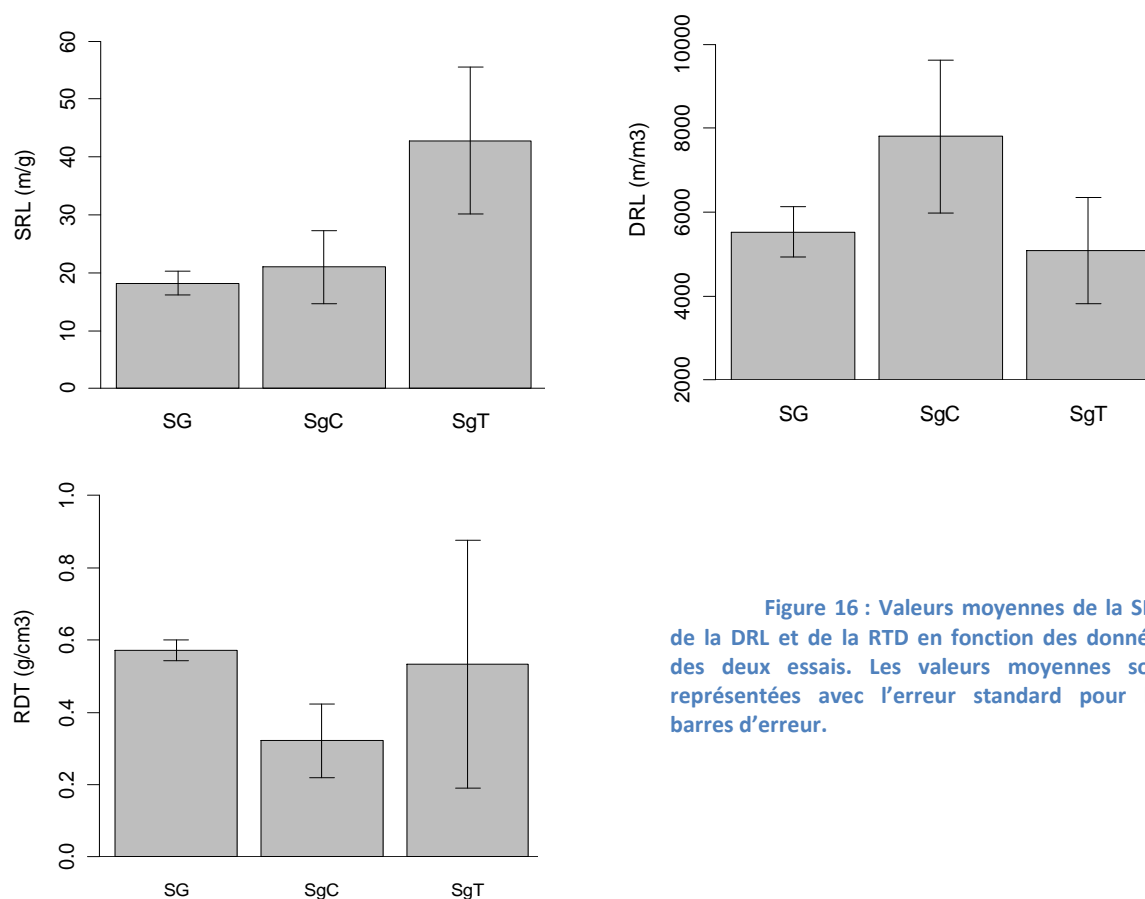


Figure 16 : Valeurs moyennes de la SRL, de la DRL et de la RTD en fonction des données des deux essais. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

1.5 Les impacts racinaires

1.5.1 Les impacts racinaires sur le profil horizontal.

La valeur du nombre d'impacts en SG (836 ± 0.83) est forte comparée à SgT (139 ± 0.90) et à SgC (342 ± 0.83). On remarque que les valeurs atteintes pour les plantes individuelles, en compacté comme en ameubli, restent toujours bien inférieures aux valeurs en peuplement (*figure 17*).

1.5.2 Les impacts racinaires sur le profil vertical.

Le nombre d'impacts total moyen sur le profil est supérieur pour SG (162 ± 0.53), comparé à SgC (25 ± 1.6) et à SgT (18 ± 2.4). On remarque que les valeurs atteintes pour les plantes individuelles, en compacté comme en ameubli, restent toujours bien inférieures aux valeurs en peuplement pour toutes les profondeurs (*figure 18*). SgC et SgT ont des valeurs proches sur l'ensemble du profil. Le nombre d'impacts diminue avec la profondeur pour les

trois conditions. Cette diminution est toujours progressive et aucun niveau ne se distingue significativement du précédent.

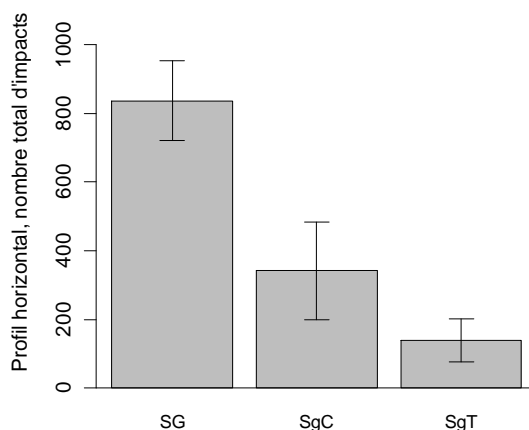


Figure 17 : Nombre total d'impacts sur le profil horizontal. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

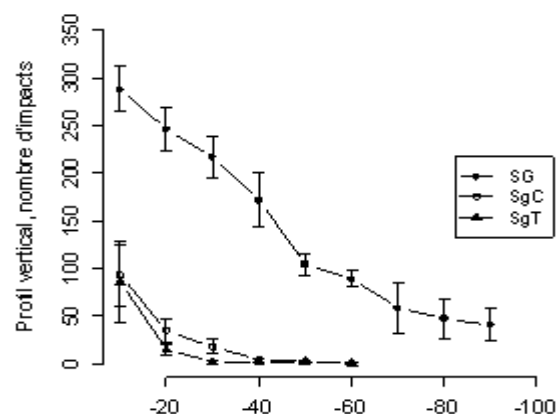


Figure 18 : Distribution avec la profondeur des impacts sur le profil vertical. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

1.6 L'étendue de la zone de prospection racinaire

SG présente la plus grande profondeur d'enracinement moyen (90cm), comparé à SgC (52.5cm) et à SgT (37.5cm). Les valeurs atteintes pour les plantes individuelles, en compacté comme en ameubli, sont toujours inférieures aux valeurs en peuplement. Il faut noter que dans le cas de SG, la profondeur maximale de 90cm relevée, est limitée par les modalités inhérentes à la réalisation des profils d'observation. Ainsi, à cette profondeur la roche mère est déjà entamée et l'excavation manuelle est difficile. Par ailleurs, le nombre d'impacts racinaires ne diminue pas de manière importante à cette profondeur comparé aux 40cm précédents (*figure 18*). Il est donc probable que la profondeur maximale d'enracinement soit supérieure à 90cm pour SG.

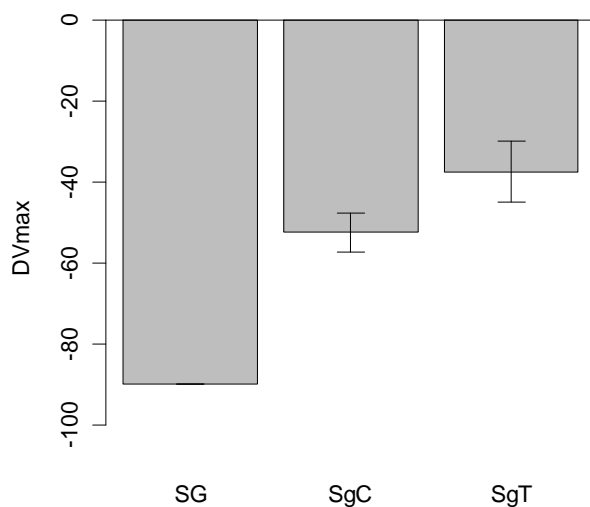


Figure 19 : Profondeurs maximales d'enracinement. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

1.7 La distribution des racines au niveau des profils

Pour rappel, elle considère la proportion de surface unitaire d'observation (10cm x 10cm), sur le profil horizontal (SWRh) ou vertical (SWRv) pour une surface totale de 100cm x 60cm (surface de la grille d'observation), ayant au moins un impact racinaire.

Pour le profil horizontal, SG à la totalité des surfaces unitaires occupée par au moins une racine. Pour SgC cette proportion est de 0.5 ± 0.13 , et pour SgT 0.28 ± 0.59 (figure 20). Les valeurs atteintes pour les plantes individuelles, en compacté comme en ameubli, sont toujours inférieures aux valeurs en peuplement.

Pour le profil vertical, SG a la totalité des surfaces unitaires occupée par au moins une racine. Pour SgC, cette proportion est de (0.35 ± 0.7) et pour SgT (0.22 ± 1) (Figure 20). Comme précédemment, les valeurs atteintes pour les plantes individuelles, en compacté comme en ameubli, sont toujours inférieures aux valeurs en peuplement.

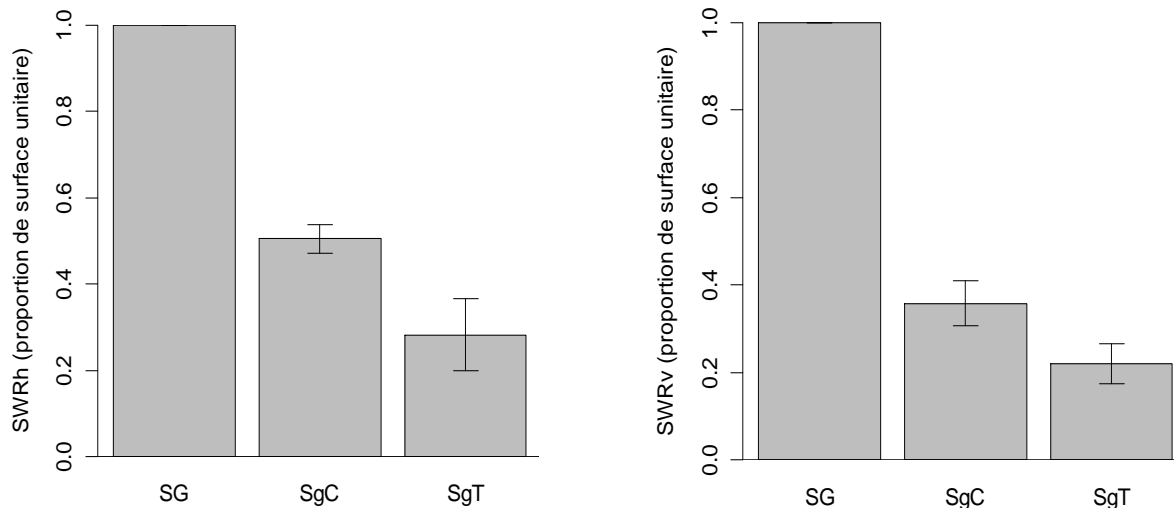


Figure 20 : Proportion de surface unitaire d'observation (10cm x10cm) avec au moins un impact sur les profils horizontaux et verticaux. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2 Discussion

Il ressort de cette comparaison que l'expression des principaux traits racinaires, que nous avons sélectionnés pour évaluer le potentiel de structuration du sol au niveau de la plante individuelle, reste assez stable en condition de peuplement pour *Stylosanthes guianensis*. Les variations observées, de l'individu au peuplement, vont dans le sens d'une amplification des effets potentiels sur la structuration du sol.

Deux aspects sont à considérer pour discuter des différences du *Stylosanthes guianensis* en peuplement par rapport aux individus isolés pour ces deux essais. Le premier implique les traits liés à la morphologie et à la distribution en classe de diamètre des racines échantillonnées. Le second concerne la répartition spatiale des racines dans le sol et donc l'architecture du système racinaire.

Nos résultats montrent qu'à l'exception de la SRL et de la RTD, la plupart des traits de morphologie racinaire n'est pas modifiée en condition de peuplement. La SRL représente le rapport entre la longueur et la masse sèche des racines. Les plus faibles valeurs de SRL pour des longueurs racinaires (équivalentes aux DRL) semblables, relevées pour SG et pour SgC comparativement à SgT, sont dues à des masses racinaires plus fortes. Des valeurs de SRL plus faibles peuvent indiquer des diamètres racinaires en moyenne plus forts pour SG et SgC (Eissenstat 1992). Nos mesures montrent effectivement des valeurs de diamètre racinaire moyen qui sont supérieures pour SG et SgC comparés à SgT. Des valeurs de diamètre racinaire moyens plus élevées en condition compactée sont souvent notées (Bengough and Mullins 1990; Kirby and Bengough 2002; Bécel, Vercambre et al. 2012). Elles traduisent une réponse physiologique des racines, leur permettant de pénétrer les sols compacts (cf. chapitre I).

L'augmentation de la RTD (SG comparé à SgC) résulte d'une diminution du volume des racines en peuplement. Cette évolution du volume des racines, avec une forte amplitude, a des effets sur la RTD. Elle s'explique par le fait que le volume est lié à la longueur et au diamètre des racines. Le diamètre étant élevé au carré, son impact s'avère donc plus important sur la variation de la RTD que la longueur. Les résultats de répartition en classe de diamètre vont dans ce sens. En condition de peuplement, les racines sont plus fines. La compétition intra spécifique peut expliquer ce comportement. En effet, il s'avère que les racines fines sont plus favorables à l'acquisition de ressources (McCully 1999; Gordon and Jackson 2000; Hutchings and John 2003) et sont donc privilégiées en condition de compétition (Casper, Schenk et al. 2003).

Pour ce qui concerne la répartition spatiale des racines sur le profil horizontal, le nombre d'impacts ne varie pratiquement pas entre peuplement et individu en condition compactée. Ce résultat est en accord avec les variations non significatives des données précédentes sur les mesures des traits racinaires qui concernent cette zone. Il suggère que les effets de la compétition en peuplement sur les traits racinaires ne se font pas ressentir à ce niveau.

Par contre, sur le profil vertical, et pour toutes les profondeurs, le nombre d'impacts est plus élevé sur la parcelle en peuplement. Les profondeurs d'enracinement et la proportion de surface présentant au moins une racine sont aussi plus importantes. Le nombre d'impacts supérieur est à relier au nombre de pieds en peuplement mais aussi à la compétition entre plants qui provoque une augmentation de la masse racinaire (Maina, Brown et al. 2002; O'Brien, Gersani et al. 2005).

Concernant la profondeur d'enracinement, les résultats montrent que le peuplement induit une croissance racinaire plus en profondeur. La compétition intra spécifique au niveau des racines peut expliquer ce comportement.

Lorsqu'il y a une réduction de l'accès aux ressources du sol provoquée par l'activité d'autres racines, la compétition entre racines s'instaure (formulation à partir de la définition générale donnée par Ricklefs & Miller (1999)). Elle incite la plante à établir un système racinaire concurrentiel pour capter l'eau et les minéraux (Schenk 2006). Cela se traduit par une augmentation des longueurs racinaires vers les zones les moins exploitées, donc en profondeur (Jackson, Sperry et al. 2000). A cela s'ajoute une ramification plus importante pour explorer et donc exploiter au mieux la ressource en conditions limitantes de compétition (Gersani, Brown et al. 2001). Dans notre expérimentation, un nombre d'impacts et une proportion de sol explorée plus élevés en peuplement, abondent en ce sens.

Chapitre 4 :
Evaluation de systèmes de culture
d'ananas innovants reposant sur
l'utilisation de *Stylosanthes guianensis*.

Chapitre 4 : Evaluation de systèmes de culture d'ananas innovants reposant sur l'utilisation de *Stylosanthes guianensis*

Introduction

Nous avons présenté auparavant deux essais, à savoir : « Comparaison et évaluation des traits d'effet et des traits de réponses de 9 espèces en situation de sol compacté et de sol ameubli » et « Effet sur la structure du sol d'un peuplement de *Stylosanthes guianensis* comparé à celui d'un peuplement de jachère spontanée ». Ces essais nous ont permis (i) de distinguer *Stylosanthes guianensis* des autres espèces pour ses traits racinaires jugés plus favorables à une structuration du sol, (ii) de montrer les effets bénéfiques sur la structuration du sol d'un peuplement de *Stylosanthes guianensis*.

Cette possibilité de modifications de la structure du sol exprimée par le *Stylosanthes* est susceptible de favoriser l'implantation d'une culture sans travail du sol (Charles B 1985; Cresswell and Kirkegaard 1995).

L'ananas 'Bouteille' est le cultivar le plus utilisé pour la production en Guadeloupe. Il est endémique et présente des caractéristiques proches du cultivar 'Pérola' (cultivar majeur planté au Brésil). Ce dernier, présenté comme vigoureux, a des feuilles épineuses et produit des fruits de taille moyenne. Le 'Pérola' fait partie des cultivars appartenant au groupe 'Pernambuco' (D'eeckenbrugge and Duval 1994).

La production est destinée au marché intérieur et est très appréciée des consommateurs. Sa culture présente certains aspects patrimoniaux, qui ont mené à la création de diverses associations pour la promotion de sa culture. En lien, des études spécifiques ont permis la mise au point d'itinéraires techniques adaptés (Touron, Fournier et al. 2000). Les modalités de travail du sol sont similaires à celles décrites dans l'introduction générale. Les conséquences sont donc potentiellement semblables sur l'environnement. De plus, la production actuelle, qui avoisine les 2000 t par an, a subi une forte diminution ces dernières années. Elle est confrontée à la suppression des pesticides face à un cortège parasitaire fortement dommageable. Dans ces conditions, sa pérennisation passe aussi par la mise en œuvre de systèmes de production innovants pouvant permettre un contrôle des nuisibles sans pesticide. Les systèmes de culture sans travail du sol, en favorisant la restauration de la biodiversité du sol, est une alternative envisageable (Abawi and Widmer 2000; Bulluck III, Barker et al. 2002; Alabouvette, Backhouse et al. 2004; Coleman, Crossley et al. 2004; Lavelle, Blouin et al. 2004). Mais, des données sur le comportement de l'ananas en sol non travaillé et structuré par une plante de service manquent aussi pour y parvenir. L'objectif de cet essai est d'initier ce processus par une étude sur l'aptitude de l'ananas à produire en condition de sol structuré par *Stylosanthes guianensis*.

Pour conduire notre étude, nous avons comparé le comportement agronomique de l'ananas dans trois conditions de sol : (i) sol non travaillé avec précédent *Stylosanthes guianensis*, (ii) sol travaillé avec précédent *Stylosanthes guianensis* et, (iii) sol travaillé de

manière conventionnelle pour la culture de l'ananas. Ce dernier traitement représente le témoin de culture de référence.

Les caractéristiques d'enracinement sont l'un des principaux éléments permettant de comprendre les performances d'une culture (Smith and De Smet 2012). Nous avons donc choisi de focaliser notre étude sur le comportement racinaire de l'ananas dans ces situations de sol contrastées. Cependant, les incidences sur la croissance et le développement de l'ensemble de la plante jusqu'au stade de la récolte du fruit ont aussi été évaluées. Les variables étudiées sont celles qui sont généralement utilisées pour caractériser les traits racinaires. Elles ont été présentées au cours du premier chapitre. Parmi les principales, on note la DRL, le diamètre racinaire (valeur moyenne et distribution), la RTD, le volume racinaire, la SRL. A cela s'ajoutent les impacts racinaires, la profondeur d'enracinement et le taux d'exploration racinaire. Pour les parties aériennes, le poids des plants, le nombre de feuilles, le nombre de rejets et les caractéristiques des fruits (qualitatifs et quantitatifs) ont été examinés.

Pour mettre en relation le comportement des racines de l'ananas avec la structuration du sol, nous avons aussi étudié les effets du précédent *Stylosanthes* sur les caractéristiques physiques du sol. Les paramètres qui ont été évalués sont : l'indice des vides du sol, la morphologie de l'espace poral, la conductivité hydraulique et la porosité fonctionnelle. Par ailleurs, nous avons également observé les populations des organismes constitutifs de la macrofaune du sol, susceptibles d'être favorisés par la présence de *Stylosanthes guianensis* et connus pour leurs effets favorables sur la structure du sol *i.e.* les vers de terre, les fourmis et les termites (Lal 1988; Decaëns, Galvis et al. 2001; Klodivko 2001; Lavelle, Decaëns et al. 2006).

1 Matériel et méthode

1.1 Le site de l'étude

L'étude a été réalisée sur la station expérimentale du CIRAD en Guadeloupe, située à Capesterre-Belle-Eau (16°03' Nord ; 61°34' Ouest), dans la zone de la Basse-Terre. Le climat est de type tropical humide, la température moyenne annuelle est de 24,9°C, avec un minimum moyen annuel de 22,5°C et un maximum moyen annuel de 27,3°C. Les précipitations moyennes annuelles sont de 3500 mm/an. Le sol est d'origine volcanique, de type Andosol en relation avec la classification FAO, « World reference base for soil resources » (Kay 1990).

Les données de température et d'humidité moyennes par jour, en lien avec le stade phénologique de la culture de l'ananas sont présentées dans le tableau 15.

Phase	Date	Température (°C)			Humidité relative (%)		
		Mini.	Maxi.	Moy.	Mini.	Max.	Moy.
Croissance végétative	01 juin au 31 déc. 2012	20.62	31.39	25.35	59.41	100	92.69
Floraison	01 janv. au 28 févr. 2013	18.38	28.01	23.07	61.93	100	92.12
Fructification	01 mars au 30 juin 2013	19.14	30.87	24.50	55.84	100	93.15

Tableau 15 : Valeurs moyennes journalières de la température de l'air et de l'humidité relative en fonction des stades phénologiques de la culture

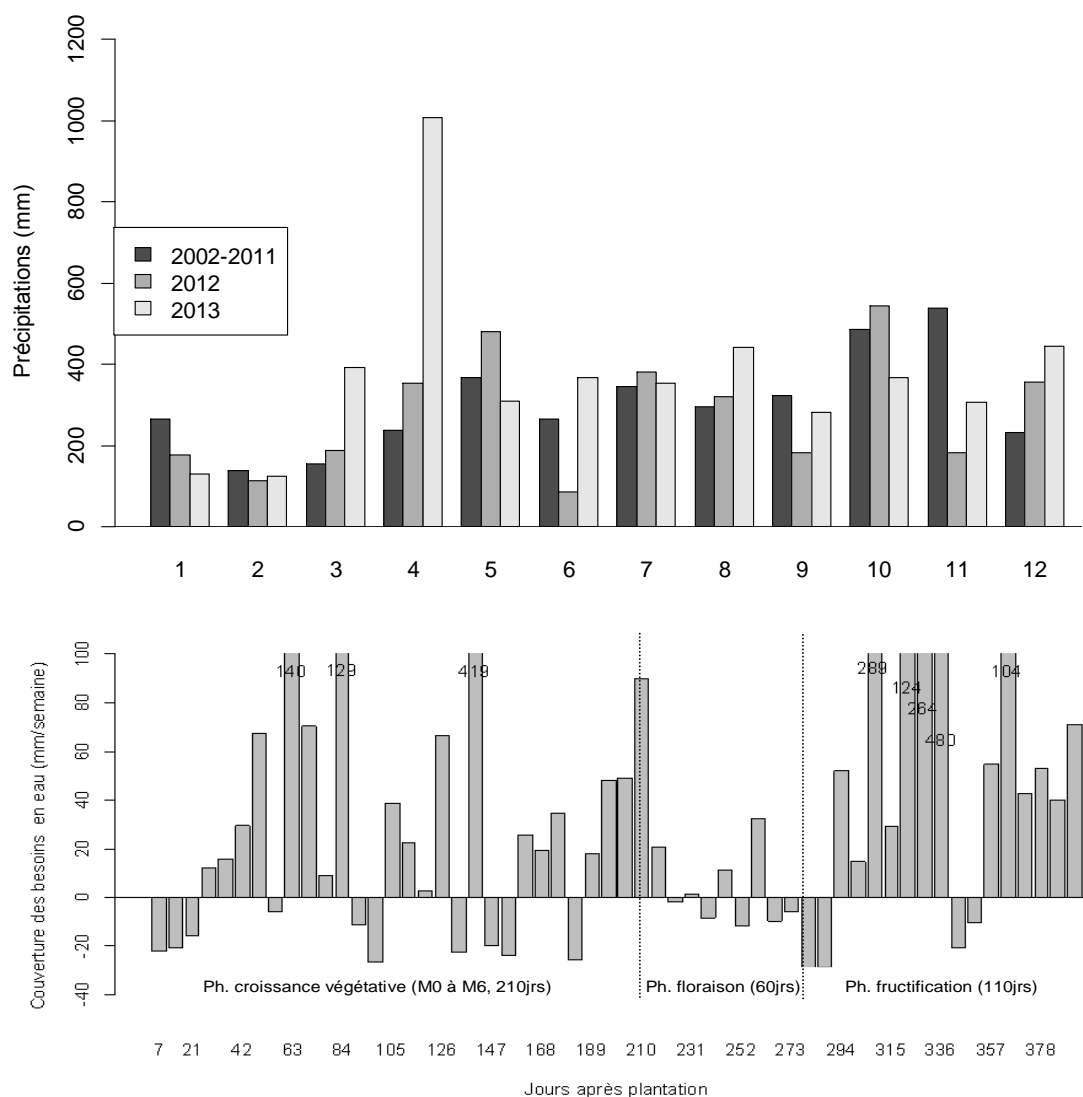


Figure 21 : précipitations mensuelles sur la période d'étude comparées aux moyennes 2002-2011 (figure du haut) et bilan hydrique hebdomadaire simplifié (pluie moins consommation en eau théorique de la culture) sur la période de culture de l'ananas (figure du bas).

Les données de pluviométrie sont présentées par la figure 21. Les relevés au cours du cycle de culture de l'ananas ont été minorés des besoins théoriques en eau de la culture, pour permettre de visualiser les périodes de déficit (*figure 21 du bas*). Un besoin en eau moyen de 4 mm par jour sur l'ensemble du cycle a été retenu, en relation avec les données moyennes relevées dans la bibliographie (de Azevedo, de Souza et al. 2007; Carr 2012).

1.2 Le dispositif expérimental

L'essai a débuté en avril 2010 sur une parcelle de 6000m². C'est une parcelle d'expérimentation avec précédents ananas et banane. Elle a été maintenue en jachère naturelle et entretenue par fauche mécanique (gyrobroyeur porté) pendant plus de 2 ans avant le début de notre expérimentation. Pour l'essai, elle est subdivisée en douze parcelles élémentaires de 400m² environ. Les parcelles élémentaires sont séparées par des allées de 3 mètres de large.

Dans l'objectif d'empêcher le cheminement de la faune du sol d'une parcelle à l'autre, du géotextile a été enterré sur une profondeur de 70cm, autour de chaque parcelle.

Le dispositif comporte les 3 traitements suivants répétés 4 fois sur 12 parcelles élémentaires de 400 m² :

- **Traitement SD** (Stylosanthes sur sol non travaillé) : les parcelles ont été traitées au glyphosate (3l de matière active par ha), puis du *Stylosanthes* a été semé en lignes distantes de 30 cm, au moyen d'un semoir tracté, à raison de 12 kg de semence à l'hectare (8 graines pèsent 1 g en moyenne). En mai 2012, les parcelles ont été traitées avec un herbicide (Glyphosate à 360 g de matière active par litre) à raison de 3 litres de produit commercial par hectare. Les parcelles ont été par la suite (après une semaine) fauchées à la main et, les tiges ont été laissées sur le sol. L'ananas a ensuite été planté sans travail du sol (**traitement ASD**).
- **Traitement ST** (Stylosanthes sur un sol Travaillé) : les parcelles ont été traitées au glyphosate (3l de matière active par ha), puis travaillées à la rotobèche avant billonnage, et du *Stylosanthes* a été semé à la volée (12 kg de semence à l'hectare). En mai 2012, les parcelles ont été traitées avec un herbicide (Glyphosate à 360 g de matière active par litre) à raison de 3 litres de produit commercial par hectare. Les parcelles ont été par la suite (après une semaine) fauchées à la main et, les tiges ont été laissées sur le sol. L'ananas a ensuite été planté (**traitement AST**).
- **Traitement Ja** (Jachère) : les parcelles ont été maintenues en jachère et entretenues par fauchage au moyen d'un microtracteur équipé de pneus à basse pression. En mai 2012, les parcelles ont été traitées avec un herbicide (Glyphosate à 360 g de matière active par litre) à raison de 3 litres de produit commercial par hectare. Les parcelles ont été travaillées à la rotobèche, puis billonnées. L'ananas a ensuite été planté (**traitement AI**).

La figure 22 présente la chronologie des opérations majeures effectuées sur la parcelle.

Au mois de mai 2011, les parcelles des traitements SD et ST ont été réensemencées en *Stylosanthes guianensis* (au semoir pour SD et à la volée pour ST), sans renouveler le travail du sol pour ST (voir justification en annexe).

A cause de l'hétérogénéité du peuplement de *Stylosanthes* pour une parcelle élémentaire en ST, nous avons écarté du dispositif une parcelle élémentaire par traitement du dispositif précédent. Il y a donc au total neuf parcelles élémentaires pour trois répétitions par traitement à la mise en place de la culture d'ananas.

Le 'wilt' est une maladie fréquente, qui impacte fortement l'installation et la croissance des plants d'ananas (une description de la maladie est abordée en annexe). Dans notre expérimentation, des symptômes de 'wilt' se sont manifestés au début et au cours de la phase de croissance des plants. Notre objectif principal étant de juger du comportement d'enracinement de l'ananas en fonction des traitements, nous avons décidé de sélectionner les individus sans symptôme apparent de la maladie pour minimiser les impacts éventuels de la maladie sur nos données. Pour cette raison, cinq placettes présentant des groupes de plants homogènes et sans symptôme de la maladie sur deux mètres linéaires d'une même rangée, ont été retenues dans chaque parcelle élémentaire pour les mesures effectuées en fin de la phase de croissance végétative de l'ananas.

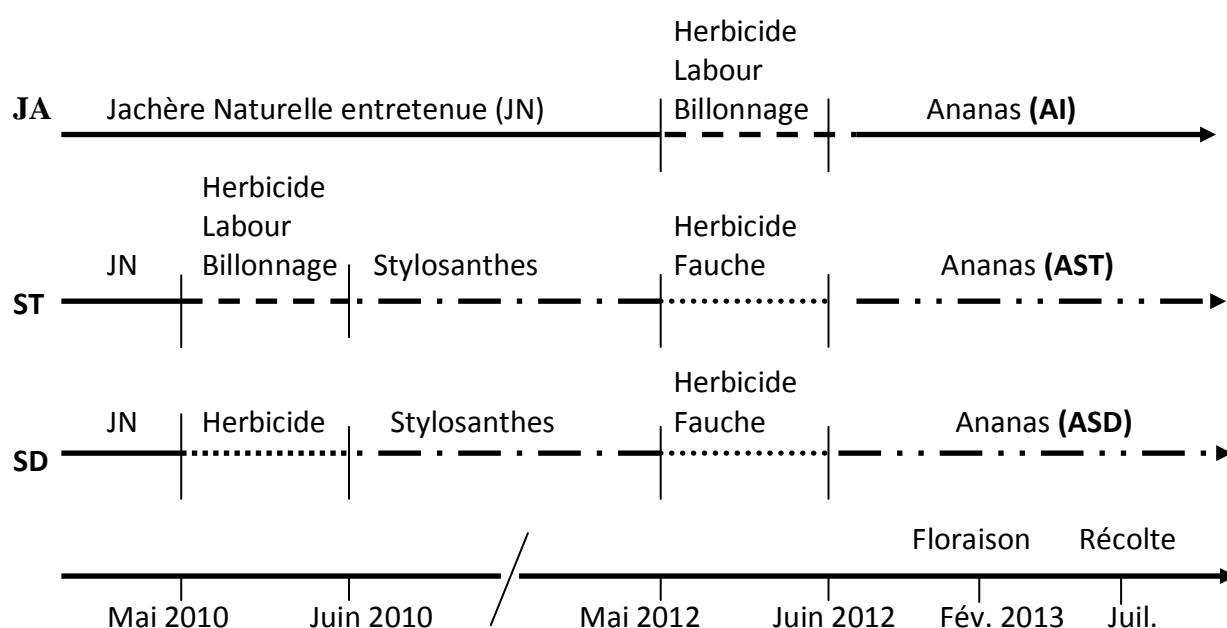


Figure 22 : Chronologie des interventions majeures sur la parcelle de mai 2010 à juillet 2013

1.2.1 Le matériel végétal

Les caractéristiques de l'espèce *Stylosanthes guianensis* ont été abordées lors de la présentation des espèces de l'essai sur les plantes individuelles. Pour ce qui concerne les parcelles en jachère, les espèces qui les composent sont essentiellement des graminées et des dicotylédones rampantes spontanées.

Pour l'ananas, des bulbilles (rejets positionnés à la base du fruit sur le pédoncule) récoltées chez deux agriculteurs ont été utilisées comme matériel de plantation. Le poids moyen des rejets utilisés était de 250 g. Ils ont été parés et triés par groupe homogène suivant leur poids. Les pieds présentant des symptômes de 'wilt' (Perez, Sether et al. 2006) ou d'autres pathologies ont été écartés. Les modalités de conduite de la culture et la description des symptômes de la maladie du 'wilt' sont présentées en annexe.

1.3 Les observations et les mesures

1.3.1 Les paramètres de la structure du sol

1.3.1.1 L'indice des vides (e)

Les mesures ont été réalisées sur des échantillons de sol prélevés en avril 2010 (état initial) et mai 2012 (à la destruction du *Stylosanthes*) au moyen de cylindres métalliques de 5 cm de hauteur pour un volume de 100 cm³. Trois niveaux ont été prélevés (0-5cm, 5-10cm et 10-15cm) avec trois répétitions par parcelle élémentaire. En février 2013, les échantillons de sol prélevés pour l'évaluation des racines de l'ananas ont été utilisés.

La terre fraîche a été pesée, mise en étuve à 105°C pendant 48h et pesée à nouveau. La densité apparente, correspondant à la masse sèche par unité de volume de sol en place (en g/cm³), a été déduite des mesures (Campbell, Soane et al. 1994), puis l'indice des vides (e) a été calculé à partir de la formule - d'après Hénin (1977) - suivante :

$$(e) = \frac{Dr - Da}{Da}$$

Avec Dr pour la densité réelle et Da pour la densité apparente. Pour les sols étudiés la valeur de 2.41 a été retenue pour Dr (Dorel, Roger-Estrade et al. 2000).

1.3.1.2 La mesure de la conductivité hydraulique (K)

La conductivité hydraulique a été mesurée à l'aide d'un infiltromètre à succion contrôlée muni d'un disque de 8 cm de diamètre. Son fonctionnement, ainsi que les hypothèses pour l'application de l'équation de Wooding (1968) pour le calcul de la conductivité hydraulique en fonction du potentiel matriciel $K(h)$ sont décrits par Ankeny et al. (1991) et Coutadeur et al. (2002).

La conductivité hydraulique (K en m/s) a été mesurée dans chaque traitement, en avril 2010, en juin 2011 et en mai 2012. Trois à cinq mesures ont été réalisées par parcelle élémentaire et par campagne de mesure. Toutes les mesures ont été effectuées à la surface du sol et caractérisent en conséquence la conductivité de la zone allant approximativement jusqu'à 15 cm de profondeur (profondeur maximale des bulbes d'humectation observées).

Lors des mesures, l'infiltromètre a été placé au niveau des emplacements prévus pour le prélèvement des échantillons de sol, pour l'imprégnation résine décrite en § 1.3.14 et pour la mesure de (e) décrite en § 1.3.1.1. Pour assurer un contact optimal de la base de l'infiltromètre avec la surface du sol, nous avons intercalé un disque en éponge (épaisseur de 4mm sous sa forme imbibée), découpé au même diamètre que celui de la base de l'infiltromètre en remplacement du sable de Fontainebleau généralement préconisé (Coquet, Boucher et al. 2000). Les taux d'infiltration ont été mesurés aux potentiels hydriques de -1 kPa ; -0.6 kPa ; -0.3 kPa et -0.1kPa dans le sens ascendant et au même endroit. Les mesures ont été notées en condition de flux permanent à partir de trois mesures successives stables par niveau de potentiel.

1.3.1.3 La détermination de la taille des pores fonctionnels (λ_m).

La taille moyenne de la porosité fonctionnelle (λ_m en m) a été déterminée pour chaque intervalle de potentiel suivant la théorie de Philip (1969), par la formule :

$$\lambda_m = \frac{\sigma}{g \times \rho_w} \times \alpha$$

Avec σ , la tension de surface de l'eau en g/m^2 , ρ_w la densité de l'eau en g/m^3 , et g la constante de pesanteur m/s^2 .

1.3.1.4 La caractérisation de l'espace poral par analyse d'image

Au niveau de chaque parcelle élémentaire, des échantillons de sol non remaniés ont été prélevés dans des boîtes en carton (13cm x 18cm x 6 cm *i.e.* largeur x hauteur x épaisseur) à partir de la surface. Pour l'état initial en 2010, un échantillon par parcelle élémentaire et, pour l'état final en 2012, quatre échantillons par parcelle élémentaire, ont été prélevés. Les échantillons ont été séchés dans un dispositif d'échange eau-acétone (Moran, McBratney et al. 1989), puis imprégnés dans de la résine polyester contenant un colorant fluorescent (Ringrose-Voase 1996). Après polymérisation, les échantillons ont été coupés au moyen d'une scie équipée d'un disque diamanté dans le sens de la hauteur. Une face de section interne a été choisie et polie, si elle montrait trop d'irrégularités sur le plan de découpe. Deux images de l'échantillon, une réalisée sous UV et l'autre sous lumière blanche, ont été numérisées en niveaux de gris avec une résolution de 30 μm par pixel. Ces images ont ensuite été traitées par le logiciel, Visilog Xpert version V6.8, de l'éditeur NOESIS.

Les données issues de l'analyse permettent de mesurer la proportion de surface occupée par les porosités (a en mm^2) par rapport à la surface totale de l'image. Les pores ont été individualisés selon leur taille, le périmètre étant calculé sur l'image (mm), et leur forme selon un indice d'allongement (Coster and Chermant 1985). Cet indice de forme I_s , est tel que :

$$I_s = \frac{\text{périmètre}^2}{4\pi a}$$

Il permet un classement des porosités suivant trois classes de tailles et trois classes de formes en relation avec leur origine probable (fissurale, biologique ou d'assemblage)

(Hallaire and Cointepas 1993). Le tableau 16 présente cette classification que nous avons adoptée pour notre étude.

Pour le traitement et l'analyse comparatives des données, nous avons considéré les données de l'état initial indépendamment des traitements affectés par la suite aux parcelles élémentaires.

		Forme du macropore		
		Pore tubulaire $e < 2,5$	Fissure $2,5 < e < 10$	Pore d'assemblage $e > 10$
Taille du macropore	Petit $a < 0,02 \text{ mm}^2$	T1	F1	A1
	Moyen $0,02 \text{ mm}^2 < a < 0,5$	T2	F2	A2
	Gros $a > 0,5 \text{ mm}^2$	T3	F3	A3

Tableau 16 : Classification morphologique des macropores en fonction de leur taille (exprimée par leur aire a) et de leur forme (exprimée par leur indice d'allongement e), selon Hachicha et Hallaire (2002).

1.3.2 Les propriétés chimiques du sol

En mai 2012, avant le travail du sol, six échantillons de sol ont été prélevés par parcelle élémentaire pour analyse.

1.3.3 La macrofaune du sol.

Les mesures ont été menées en avril 2010 et en mars 2012. Six échantillons de sol ont été prélevés au niveau de chaque parcelle élémentaire, au moyen d'un planteur à bulbe, suivant un transect positionné sur une diagonale de la parcelle. Les points d'échantillonnage sont distants de 5 mètres en moyenne. Chaque échantillon présente une hauteur de 10 cm (équivalent à la profondeur d'échantillonnage) et un diamètre moyen de 8 cm, correspondant à un volume de sol proche de 500 cm^3 .

Les échantillons ont été placés dans des Berlèses (25 unités) pendant 5 jours (Macfadyen 1953). Chaque appareil est constitué d'un entonnoir de 25 cm de diamètre, d'une grille avec des ouvertures 6 mm^2 , d'une lampe à incandescence d'une puissance de 60 watts placée à 30 cm au-dessus de l'entonnoir et d'un récipient contenant de l'alcool à 70° placé sous l'entonnoir pour recueillir les éléments de la faune du sol. Les appareils ont été recouverts d'une toile « insect proof » pour éviter tout apport d'individus extérieurs. Les échantillons de sol ont été examinés après traitement pour prélever les individus qui n'avaient pas migré dans le récipient d'alcool. Les animaux récoltés ont été identifiés sous une loupe binoculaire et groupés par niveau d'ordre ou de famille.

1.3.4 Les mesures de la biomasse aérienne de SG

Sur les peuplements de *Stylosanthes guianensis*, la biomasse aérienne et le nombre de pieds ont été estimés par le pesage et le comptage pour des quadrats correspondant à des surfaces de 1 m^2 , avec 5 répétitions par parcelle élémentaire, positionnées sur un transect diagonal pour chaque parcelle élémentaire en mai 2012.

1.3.5 Les mesures effectuée sur les plants d'ananas

1.3.5.1 Le rythme d'émission foliaire

A la fin de la phase de croissance végétative, les feuilles représentent près de 90% de la masse fraîche du plant pour certains cultivars comme le 'Cayenne lisse' (Py 1959). La croissance individuelle des feuilles et leur nombre déterminent donc pour l'essentiel la croissance du plant. A ce titre, le rythme d'émission foliaire constitue un paramètre qui permet d'estimer la vitesse de croissance de l'ananas.

Dans notre expérimentation, pour suivre le rythme d'émission des feuilles, nous avons identifié, par échantillonnage systématique, 35 plants par parcelle élémentaire (sur les six rangées d'observation, sélection d'un plant tous les 30 plants de manière alternative sur chaque ligne), un mois après la plantation. La dernière feuille émise (accessible au pinceau, située au centre de la rosette) a été marquée pour chaque plant. Puis, nous avons effectué un relevé mensuel du nombre de feuilles émises à partir de la feuille marquée.

1.3.5.2 La caractérisation des racines

Chaque mois, d'août 2012 à janvier 2013 inclus, cinq plants ont été désignés de manière aléatoire par parcelle élémentaire. Deux échantillons de sol de 1000 cm³ ont été prélevés (à l'aide de cubes métalliques de 10 cm x 10 cm x 10 cm), à 10 cm de part et d'autre pour chaque plant, dans le sens de la rangée. Les racines ont été extraites manuellement, puis ont été scannées en nuance de gris, au scan EPSON TWAIN PRO (32bit) comme présenté dans les expérimentations précédentes. Les mesures de DRL, de volume des racines et des diamètres racinaires sont issues de l'analyse des images scannées. Puis, les racines ont été mises à l'étuve pendant 10 jours à 70°C et ont été pesées pour déterminer la SRL (m/g) et la RDT (g/cm³).

Les plants observés ont été aussi arrachés pour être pesés, afin de recueillir des données de croissance complémentaires. Certaines données (poids des plants et des racines) sont manquantes en M4, suite à un incident survenu au laboratoire.

Distribution des racines – profil racinaire

Au mois de mars 2013, à la fin de la phase de croissance végétative, Cinq profils par parcelle élémentaires ont été réalisés pour observer la distribution des racines. Des prélèvements de sol ont aussi permis de mesurer différents paramètres morphologiques et quantitatifs des racines.

Pour chaque placette, des fosses (1,5m de long x 1m de large x 1m de profondeur) ont été réalisées perpendiculairement aux rangées, à 10 cm d'un plant. A l'aide de la grille d'observation utilisée lors des essais précédents, les impacts racinaires ont été repérés et dénombrés sur toute la profondeur du profil.

Nous avons valorisé les données d'impacts par l'utilisation du modèle RACINE2 (Chopart, Le Mézo et al.). Il permet d'estimer la DRL, la distance moyenne entre les racines ainsi que le taux d'exploration du sol à partir de la distribution des impacts racinaires sur un

profil. Il a été validé sur le maïs (Chopart and Siband 1999), la canne à sucre (Azevedo, Chopart et al. 2011) et d'autres espèces.

Une étude récente conduite à la Martinique a permis d'initier le paramétrage du modèle pour l'ananas, en établissant la correspondance entre la DRL et le nombre d'impacts racinaires (Ni) relevés sur le profil avec $DRL = 4.40 \cdot Ni$ (DEBAUT-HENOCQUE 2013). Pour le calcul du taux d'exploration racinaire par le modèle, nous avons renseigné une distance maximale de déplacement des nutriments de 5cm.

Notre évaluation de la DRL sera réalisée à partir des échantillonnages de sol réalisés. Cependant, nous proposons de confronter les données relevées à celles générées par le modèle au cours de la discussion pour une évaluation selon nos traitements.

Au niveau du profil vertical, des échantillons de sol ont été prélevés selon les mêmes modalités que précédemment (2 en surface) et complétés par un échantillonnage tous les 10 cm sur 50 cm de profondeur. Les racines ont été extraites et traitées comme précédemment (extraction manuelle, pesée et scan).

1.3.5.3 L'ancrage au sol

L'une des fonctions principales du système racinaire réside dans sa capacité à maintenir la plante au sol (Rich and Watt 2013). Cette capacité est liée au nombre de racines, à leur distribution dans le sol et à leur rigidité. Elle conditionne une autre fonction, d'importance aussi, ayant trait à l'alimentation hydrique et minérale de la plante (Smith and De Smet 2012).

Dans notre essai, toujours pour comparer les systèmes racinaires, nous avons voulu évaluer la force d'ancrage des plants en relation avec le traitement. Pour ce faire, nous avons sélectionné cinq plants par parcelle élémentaire, présentant le même niveau de développement. Nous avons utilisé un peson que nous avons relié à la base de la plante par un lien. A l'aide d'une tige fixée à l'autre extrémité du peson, nous avons appliqué une force verticale vers le haut pour arracher la plante. Le niveau maximal atteint au moment de l'arrachage a été noté (mesure en kg force transformée en daN). Les plants arrachés ont été pesés.

1.3.5.4 Les mesures à la récolte des fruits

Au mois de juillet 2013, nous avons aussi sélectionné cinq individus parmi les plus gros par parcelle élémentaire. Les pieds ont été arrachés et les mesures ont porté sur :

- Le poids du plant entier,
- Le poids du fruit,
- Le poids de la feuille présentant la plus grande longueur,
- Le décompte du nombre de rejets pour chaque type : bulbilles, happas, cayeux, et rejets souterrains (énumération suivant disposition sur la tige en partant de la base du fruit)
- Le poids des rejets par type et de la couronne du fruit,
- La mesure du diamètre et de la longueur du pédoncule,

- Le décompte du nombre d'yeux par fruit du nombre de spirales et du nombre d'yeux par spirale,
- La mesure du pourcentage de sucre des fruits (Brix°) à l'aide d'un réfractomètre,
- Le dosage du taux d'acidité du jus de fruit, sur trois niveaux (base, milieu et haut du fruit). Un titrimètre mesurant automatiquement le pH à l'équivalence a été utilisé pour déterminer le volume de soude nécessaire à la neutralisation de l'acidité du jus. Les données d'acidité totale sont présentées.

1.4 L'analyse et le traitement statistique des données

Les analyses statistiques ont été exécutées sur le logiciel d'analyse statistique R (R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http : //www.R-project.org/](http://www.R-project.org/)).

La normalité de distribution des données a été testée pour toutes les variables à l'aide du test Shapiro-Wilk. Pour les données présentant une distribution paramétrique, des analyses de variance (ANOVA) ont été utilisées pour tester l'effet des facteurs, ou des tests *t* pour comparer les moyennes. Dans le cas contraire, des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont été effectués pour les effets facteurs et le test de Wilcoxon pour la comparaison de moyennes. Lorsqu'une différence significative a été établie, un test de comparaisons multiples par paire a été réalisé, tel que le test de Tukey (dans le cas d'une ANOVA à un facteur) ou un test de comparaison réalisé avec «*kruskalmc*» du package «*pgirmess*» de R (dans le cas d'un test de Kruskal-Wallis). Le seuil de significativité testé est tel que $p \leq 5\%$.

Pour la première période (SD, ST et Ja), les données de (e) ont montré une distribution non paramétrique. Des tests d'identité de Wilcoxon ont donc été utilisés pour comparer les données moyennes de (e) entre les dates pour un traitement donné. Les effets facteurs (dates et traitements) sont traités par des tests de Kruskal-Wallis. Les résidus des données de K transformées par \log_{10} présentant une distribution normale, nous avons utilisé $\log_{10}K$ pour l'analyse statistique. Pour K, à tous les potentiels, et pour λ_m , pour tous les intervalles de potentiel considérés, des ANOVA sont proposées pour tester les effets des facteurs traitements et dates, ainsi que les interactions entre ces facteurs.

La porosité totale et la distribution de la porosité suivant les formes et les tailles en fonction des traitements et de la date ont été traitées par des tests de Kruskal-Wallis. La distribution des données de la macrofaune, selon les traitements et les dates, était non paramétrique. Des tests d'identité de Wilcoxon ont donc été utilisés pour comparer les données moyennes des densités de population entre les dates pour un traitement donné.

Pour la seconde période (AI, ASD, AST), le tableau 17 présente l'ensemble des variables étudiées. Il permet de situer la période de mesure et les tests statistiques associés au traitement des variables.

Variables en phase de croissance de M1 à M7 : Juillet 2012 à Janvier 2013	Test stat.	Variables en fin de phase de croissance en M9 : Mars 2013	Test stat.	Variables à la récolte des fruits : Juillet 2013	Test stat.
Nombre total de feuilles émises	K.W	Indice des vides (e)	AV	Poids des plants	AV
Nombre de feuilles émises par jour	AV	DRL	K.W	Poids des fruits	AV
Poids des plants	K.W	SRL	K.W	Poids fruits / poids plants	AV
Plants avec racines	K.W	RDT	K.W	Nombre de rejets	AV
Volume racinaire	K.W	Diamètre racinaire	K.W	Poids des rejets	AV
Poids des racines	K.W	Prop. racine de diamètre > 0.5 mm par profondeur en fonction du traitement	AV	Poids rejets / poids plants	AV
DRL	K.W	Prop. racine de diamètre > 0.5 mm par traitement en fonction de la profondeur	K.W	Poids feuille D	AV
SRL	K.W	Nombre d'impacts	K.W	Poids feuille D / poids plant	AV
RTD	K.W	Front racinaire	K.W	Nombre d'yeux	AV
Diamètre racinaire	K.W	Taux d'enracinement par profondeur en fonction du traitement	AV	Poids par œil	AV
Proportion racine de diamètre > 0.5 mm	K.W	Taux d'enracinement par traitement en fonction de la profondeur	K.W	Poids couronne	AV
		Ecart entre racines	K.W	Longueur pédoncule	AV
		Variables sur plants non fleuris : Juillet 2013	Test stat.	Diamètre pédoncule	AV
		Résistance à l'arrachage	AV	Poids fruit / Diamètre pédoncule	AV
		Poids des plants	AV	Teneur en sucres	AV
		Teneur en masse sèche	AV	Acidité totale	AV
		Teneur en K, P et N	AV		

Tableau 17 : Variables et tests statistiques utilisés. Les variables où deux facteurs sont testés sont différenciées si deux types de tests différents sont pratiqués (exemple du taux d'enracinement). AV pour test ANOVA et KW pour test Kruskal-Wallis

2 Résultats

2.1 Les paramètres de la structure du sol

2.1.1 L'indice des vides (e)

2.1.1.1 Evolution durant la phase jachère

L'indice des vides présente des différences entre traitements et des évolutions en fonction des dates (*figure 23*). Pour la profondeur allant de 0 à 5cm, des augmentations significatives de l'indice des vides sont décelées entre les deux dates pour SD ($p=0.000$) et ST ($p=0.000$) par les tests d'identité de Wilcoxon. Un effet traitement distingue Ja et SD de ST ; ce dernier présente un indice des vides supérieur en mai 2012 ($p=5.902e-05$).

De 5 à 15cm de profondeur, ST montre un indice des vides significativement plus élevé en mai 2012 par rapport à Ja et SD ($p=4.407e-05$) et en comparaison de son état initial de 2010 ($p=3.8e-05$).

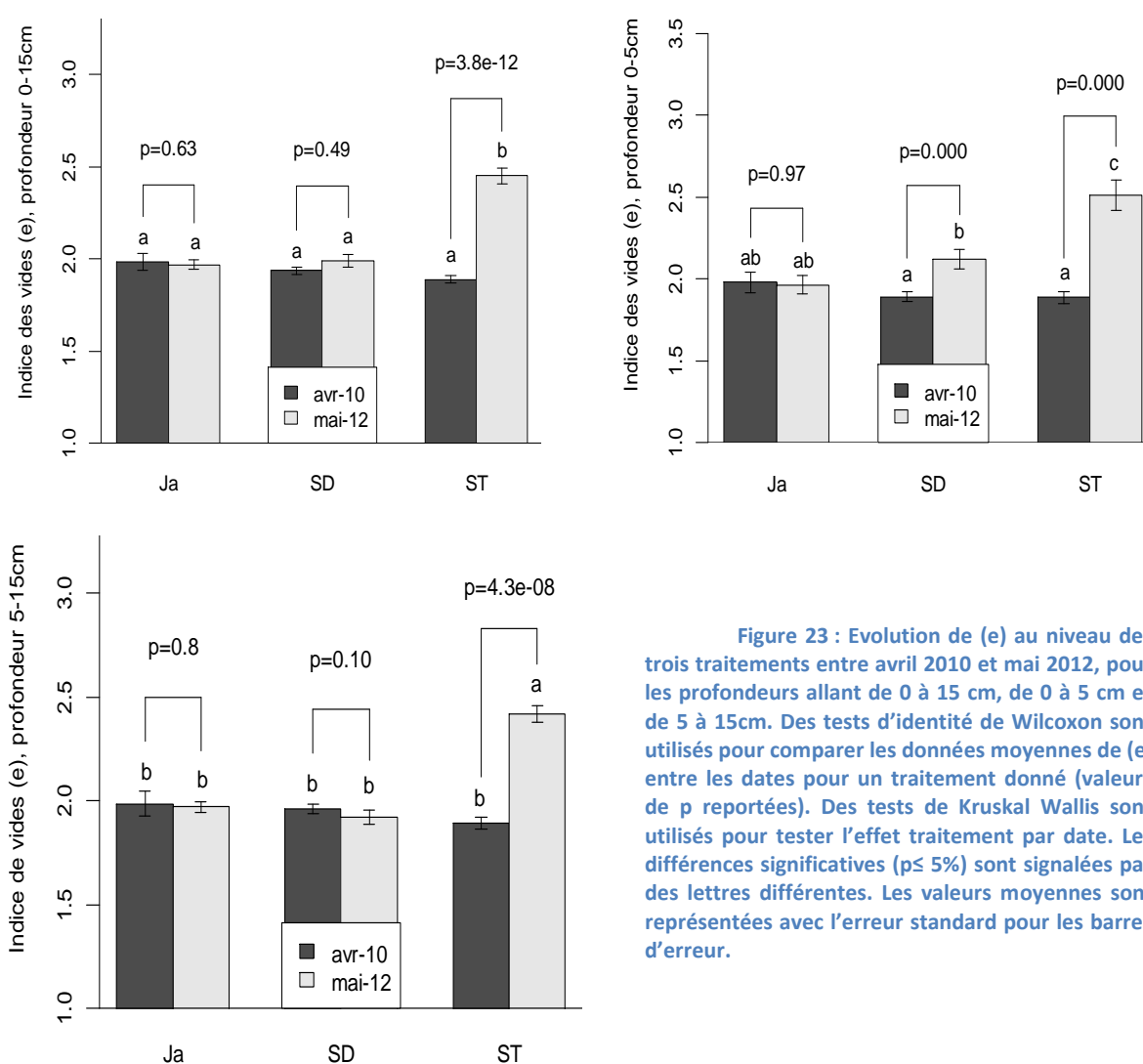


Figure 23 : Evolution de (e) au niveau des trois traitements entre avril 2010 et mai 2012, pour les profondeurs allant de 0 à 15 cm, de 0 à 5 cm et de 5 à 15cm. Des tests d'identité de Wilcoxon sont utilisés pour comparer les données moyennes de (e) entre les dates pour un traitement donné (valeurs de p reportées). Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet traitement par date. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

Pour la profondeur allant de 0 à 15 cm, en avril 2010, les données initiales ne se différencient pas entre traitements ($p=0.312$). En mai 2012, ST présente une augmentation significative de son indice des vides par rapport à avril 2010 ($p= 3.85e-12$) et par rapport aux deux autres traitements ($p= 4.412e-13$).

2.1.1.2 Mesures en février 2013

La figure 24 montre qu'en février 2013, au moment de la floraison des ananas, l'indice des vides est significativement plus faible pour le traitement ASD, comparé à AI et à AST pour la profondeur 0-10cm ($p<0.001$), et à AI pour 10-20 cm ($p<0.003$).

AST montre un indice significativement plus faible que AI, pour la profondeur 0-10cm ($p<0.001$).

Entre 0-10 et 30-40 cm de profondeur, l'indice des vides est significativement plus faible pour AI ($p<0.05$) et significativement plus fort pour ASD ($p<0.01$). AST ne montre pas de variation significative.

Avec la profondeur, l'indice des vides diminue en AI ($p<0.05$), augmente en ASD ($p<0.01$) et reste stable en AST ($p<0.8$).

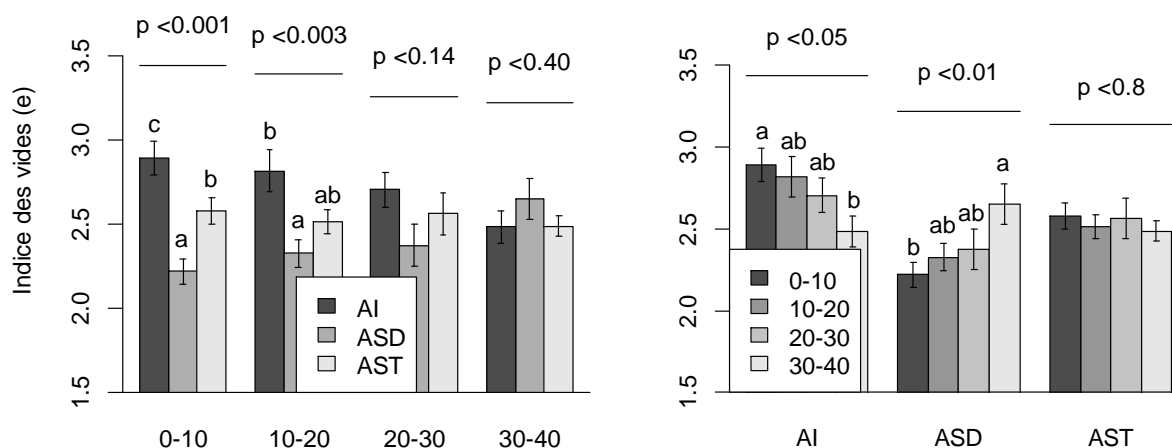


Figure 24 : Variation avec la profondeur de l'indice des vides du sol selon les traitements (à gauche) et par traitement suivant la profondeur (à droite). Des ANOVA sont utilisées pour tester les différences entre les indices, par profondeur entre traitements et par profondeur pour un même traitement. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.1.3 La conductivité hydraulique (K)

La conductivité hydraulique (*tableau 18 et figure 25*) décroît significativement dans tous les traitements au cours de la phase jachère ($p \leq 0.05$).

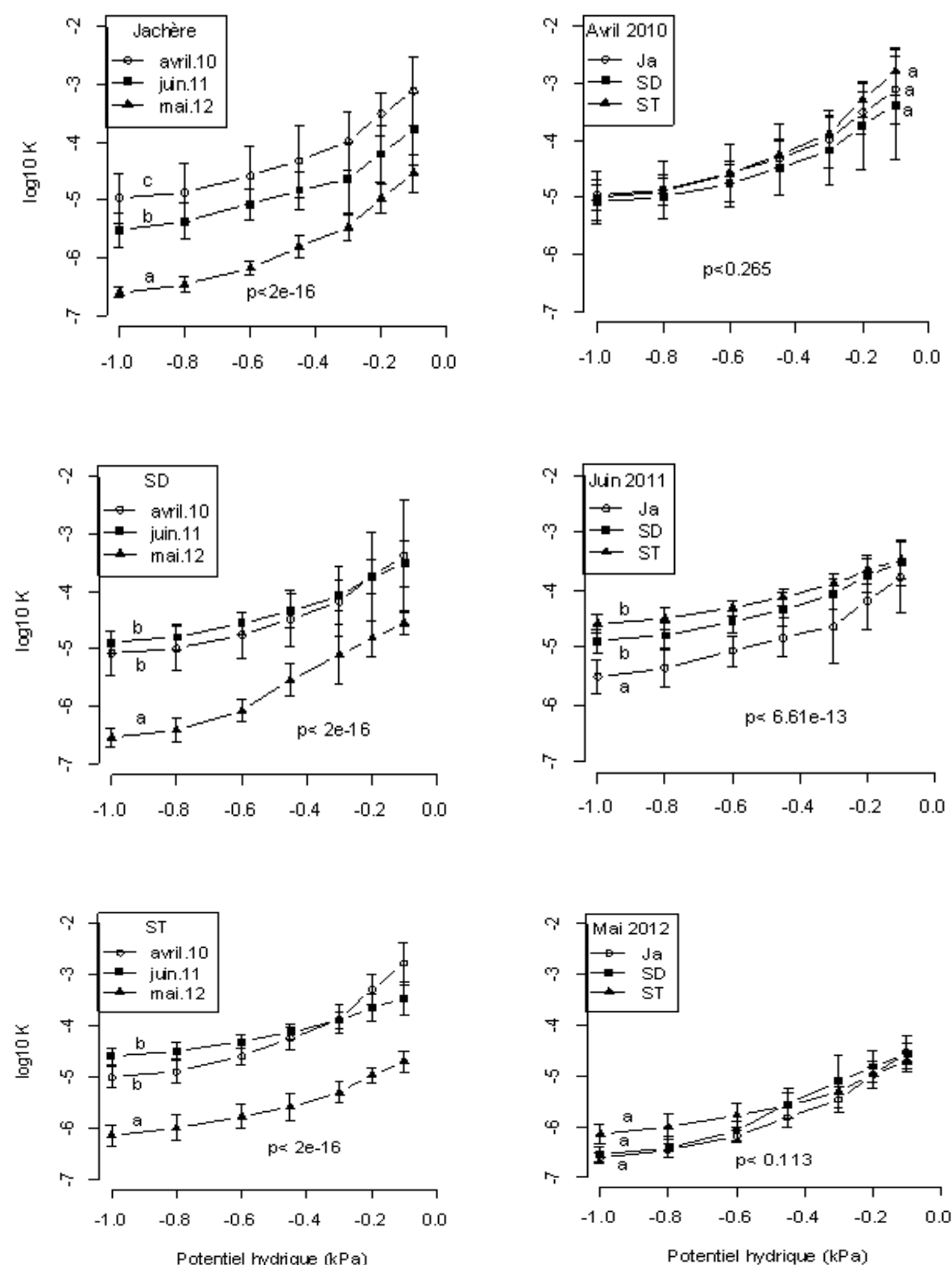
En fin de jachère, les conductivités sont équivalentes dans tous les traitements ($p \leq 0.113$). Ni la plante de service, ni le labour n'ont induit une amélioration de K par rapport au témoin jachère.

Pour ST, en juin 2011 on observe une augmentation significative de la conductivité aux succions les plus fortes ($p \leq 0.05$) et une diminution significative aux faibles succions ($p \leq 0.05$).

Tableau 18 : Valeurs moyennes de $\log_{10}K$ pour les potentiels hydriques considérés. Les traitements qui diffèrent significativement par l'ANOVA ($p \leq 0.05$) sont suivis de lettres distinctes. Les données sont les moyennes \pm les écarts types.

Potentiel hydrique (kPa)	Traitement	Date		
		Avril 2010	Juin 2011	Mai 2012
-1	Ja	-4.96 \pm 0.44 d	-5.51 \pm 0.29 c	-6.60 \pm 0.09 a
	SD	-5.08 \pm 0.38 d	-4.89 \pm 0.19 de	-6.54 \pm 0.15 a
	ST	-5.05 \pm 0.21 d	-4.59 \pm 0.15 e	-6.13 \pm 0.19 b
-0.8	Ja	-4.86 \pm 0.49 de	-5.36 \pm 0.32 c	-6.46 \pm 0.13 a
	SD	-4.99 \pm 0.38 cd	-4.79 \pm 0.22 de	-6.41 \pm 0.20 a
	ST	-4.89 \pm 0.23 d	-4.50 \pm 0.17 e	-5.99 \pm 0.25 b
-0.6	Ja	-4.57 \pm 0.50 de	-5.06 \pm 0.26 c	-6.18 \pm 0.12 a
	SD	-4.76 \pm 0.40 cd	-4.55 \pm 0.20 de	-6.07 \pm 0.17 ab
	ST	-4.59 \pm 0.15 de	-4.31 \pm 0.1 e	-5.77 \pm 0.22 b
-0.4.5	Ja	-4.32 \pm 0.62 c	-4.83 \pm 0.32 b	-5.81 \pm 0.18 a
	SD	-4.47 \pm 0.49 bc	-4.34 \pm 0.28 c	-5.54 \pm 0.29 a
	ST	-4.25 \pm 0.23 c	-4.12 \pm 0.15 c	-5.58 \pm 0.26 a
-0.3	Ja	-3.98 \pm 0.49 d	-4.63 \pm 0.62 bc	-5.46 \pm 0.24 a
	SD	-4.17 \pm 0.60 cd	-4.07 \pm 0.26 d	-5.10 \pm 0.51 ab
	ST	-3.88 \pm 0.27 d	-3.89 \pm 0.16 d	-5.30 \pm 0.20 a
-0.2	Ja	-3.51 \pm 0.37 c	-4.19 \pm 0.49 b	-4.96 \pm 0.26 a
	SD	-3.73 \pm 0.77 bc	-3.75 \pm 0.29 bc	-4.81 \pm 0.30 a
	ST	-3.29 \pm 0.29 c	-3.64 \pm 0.25 c	-4.96 \pm 0.14 a
-0.1	Ja	-3.10 \pm 0.58 cd	-3.78 \pm 0.62 b	-4.53 \pm 0.33 a
	SD	-3.38 \pm 0.96 bd	-3.52 \pm 0.39 bc	-4.55 \pm 0.19 a
	ST	-2.79 \pm 0.40 d	-3.47 \pm 0.33 bc	-4.69 \pm 0.19 a

Figure 25 : Valeurs moyennes de K pour les potentiels hydriques considérés par traitement entre avril 2010 et mai 2012 et par date pour les différents traitements. Les traitements qui diffèrent significativement par l'ANOVA ($p \leq 0.05$) sont suivis de lettres distinctes. Les valeurs moyennes sont représentées avec les écarts types pour les barres d'erreur.



2.1.4 La porosité fonctionnelle (λ_m)

La figure 26 présente la porosité fonctionnelle moyenne λ_m pour trois intervalles de potentiel, [-1kPa ; -0.6 kPa] (*i.e.* $0.15 \text{ mm} \leq \text{req} \leq 0.25$), [-0.6 kPa ; -0.3 kPa] (*i.e.* $0.25 \text{ mm} \leq \text{req} \leq 0.50$) et [-0.3 kPa ; -0.2 kPa] (*i.e.* $0.50 \text{ mm} \leq \text{req} \leq 1.5 \text{ mm}$).

Après travail du sol (ST), on observe une réduction significative du rayon de pores fonctionnels aux faibles suctions ($p \leq 1.23e-06$).

A la fin de la période de jachère, on remarque que le Stylosanthes en sol non travaillé a provoqué une augmentation du rayon des pores fonctionnels aux moyennes suctions comparé au Stylosanthes en sol travaillé ($p \leq 0.00$).

Les traitements n'ont pas d'effet sur le rayon des pores fonctionnels aux fortes suctions.

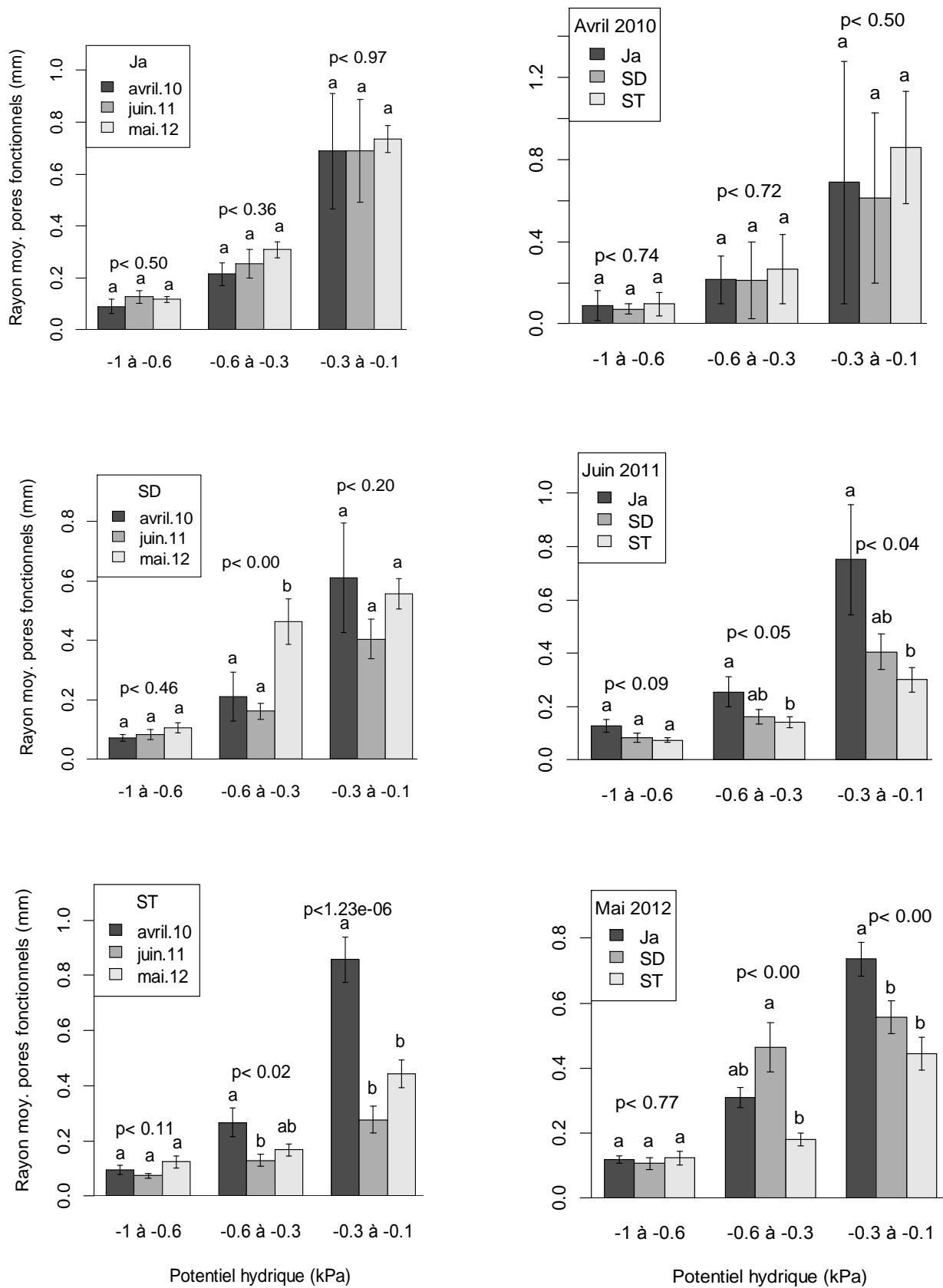


Figure 26 : Valeurs moyennes de λ_m pour les intervalles de potentiel hydrique considérés par traitement et entre traitements d'avril 2010 à mai 2012. Les traitements qui diffèrent significativement par l'ANOVA ($p \leq 0.05$) sont suivis de lettres distinctes. Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.1.5 La caractérisation de l'espace poral par analyse d'images

La figure 27 présente la porosité surfacique et la distribution de la porosité suivant les formes et les tailles des pores au début de l'essai (en mai 2010) et en mai 2012 (à la fin de la période de jachère) dans les différents traitements.

ST montre une augmentation significative de la porosité comparé à l'état initial de 2010 ($p=0.003$). Ja et SD ont des valeurs de porosité totale intermédiaires.

Les porosités de faible taille ne sont pas présentes dans les morphologies de type fissural (F1) et de type assemblage (A1). Cependant, une proportion supérieure significative de pores tubulaires (T1) dans cette classe de taille est décelée en 2012 pour les trois traitements comparés à 2010 ($p=8.08e-09$). Cette classe représente moins de 0.1% de la porosité totale indépendamment des traitements.

Dans les porosités de taille moyenne, on observe des augmentations significatives de la proportion de porosités de type tubulaire (T2) et de type fissural (F2) pour tous les traitements comparés à 2010 ($p=3.62e-07$ et $p=4.0e-05$ respectivement). Par contre, pour les porosités d'assemblage, une diminution significative pour tous les traitements est observée

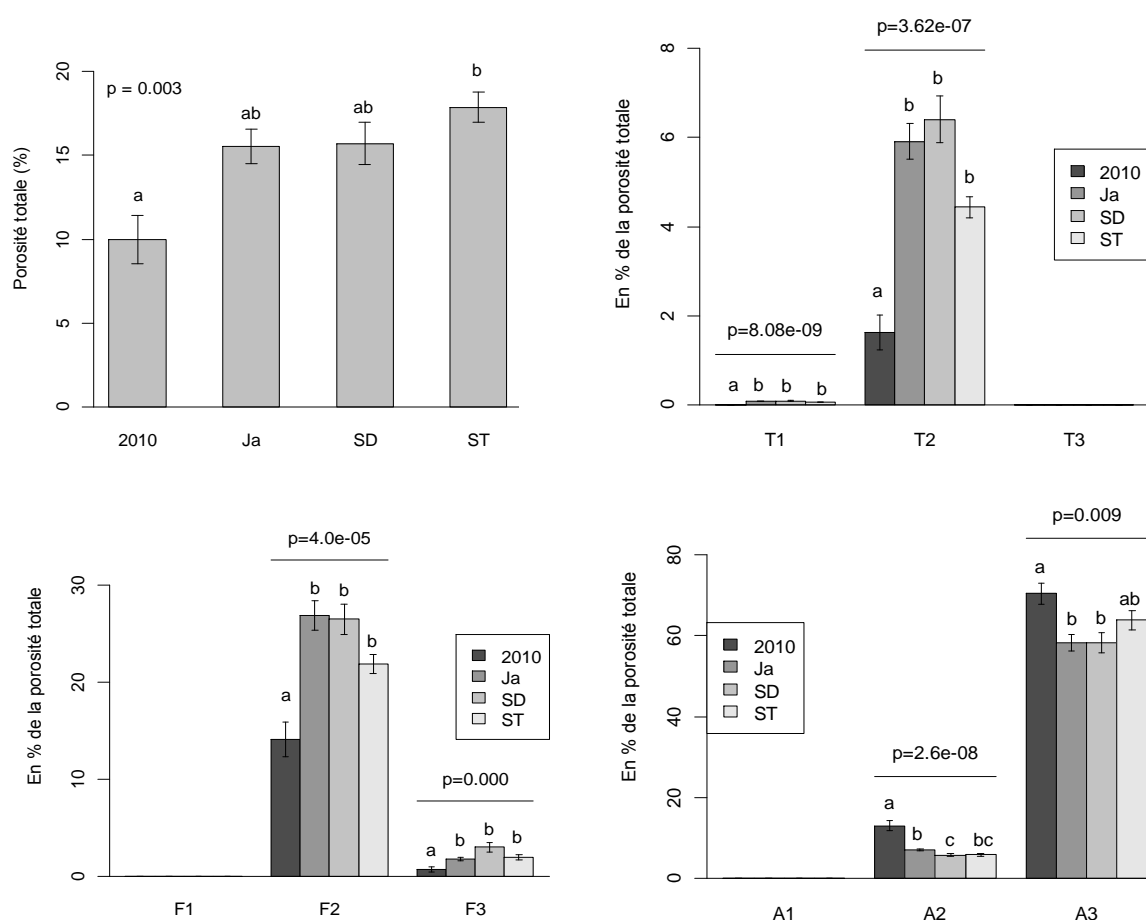


Figure 27 : Proportion moyenne de la porosité par rapport à la surface totale et distribution de la porosité en proportion de la porosité totale, en fonction de la taille et de la forme pour tous les traitements, et de l'état initial de 2010. Se référer au tableau 15, pour la définition des paramètres de formes (T, F et A) et de tailles (1 ; 2 et 3). Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet traitement sur la répartition de la porosité (2010 est assimilé à un traitement). Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

en comparaison de 2010 ($p=2.6e-08$).

De plus, les traitements se différencient entre eux en 2012, SD présentant une proportion de porosités significativement inférieure à Ja pour la proportion de pores de type A2. ST à une valeur intermédiaire entre SD et Ja.

Les porosités de grande taille représentent la plus forte proportion de porosités mises en évidence par les traitements d'images. Elles sont essentiellement constituées de porosités d'assemblage (A3) pour près de 60% et, on n'observe pas de porosité de type tubulaire (T3) dans cette classe. Pour ces porosités d'assemblage de grande taille, une diminution significative pour Ja et SD est notée par rapport à 2010 ; ST gardant une valeur intermédiaire ($p=0.009$). Pour les porosités de type fissural de grande taille (F3), on relève une augmentation des proportions pour tous les traitements par rapport à l'état initial de 2010 ($p=0.000$).

2.2 Les caractéristiques chimiques du sol

Les traitements n'ont pas d'effet significatif sur les caractéristiques chimiques du sol qui ont été mesurés (tableau 19).

Traitement	AI	ASD	AST
pH - Calcimétrie			
pH eau	5,88±0,07	5,86±0,19	5,89±0,05
Matière Organique			
Matière organique (%)	7,76±1,13	7±1,20	6,94±0,32
Carbone organique (%)	4,51±0,65	4,06±0,69	4,02±0,18
Azote total (%)	4,39±0,59	3,89±0,75	3,98±0,14
C/N	10,25±0,21	10,46±0,31	10,11±0,08
Phosphore (exprimé en P)			
Phosphore assimilable Olsen (mg/kg)	6,2±1,9	5±1,1	5±0,4
Complexe d'échange - Acidité			
Complexe d'échange Acétate			
Ca éch (me/100g)	4,69±0,33	4,52±1,51	4,84±0,51
Mg éch (me/100g)	1,94±0,40	1,52±0,31	1,44±0,33
K éch (me/100g)	1,1±0,16	1,03±0,33	0,9±0,15
Na éch (me/100g)	0,11±0,012	0,12±0,012	0,11±0,017
Somme (me/100g)	7,84±0,65	7,18±1,63	7,28±0,79
CEC (me/100g)	30,39±1,32	31±1,34	31,11±1,38
TS (me/100g)	25,8±1,95	23,09±4,85	23,51±3,4

Tableau 19 : Caractéristiques chimiques du sol en mai 2012 avant travail du sol pour la modalité AI. Les données représentent les moyennes ± l'écart type. Les données ont été traitées par ANOVA (n=12). Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes.

2.4 La macrofaune du sol

Parmi les populations étudiées, seule la densité de vers de terre montre des différences significatives entre les dates par traitement (*figure 28*). Ainsi, on remarque que Ja ne présente aucun individu dans les échantillons pour les deux dates de prélèvement. Par contre, ST révèle une diminution significative du nombre de vers de terre entre 2010 et 2012 ($p=0.011$) alors que pour SD la diminution observée n'est pas significative ($p=0.771$).

Par ailleurs, la densité de fourmis ne présente pas d'évolutions significatives pour les traitements entre 2010 et 2012, et les évolutions de densités de termites entre 2010 et 2012 ne sont pas significatives. La densité de termites se caractérise par une absence d'individu dans les échantillons, pour tous les traitements en 2012.

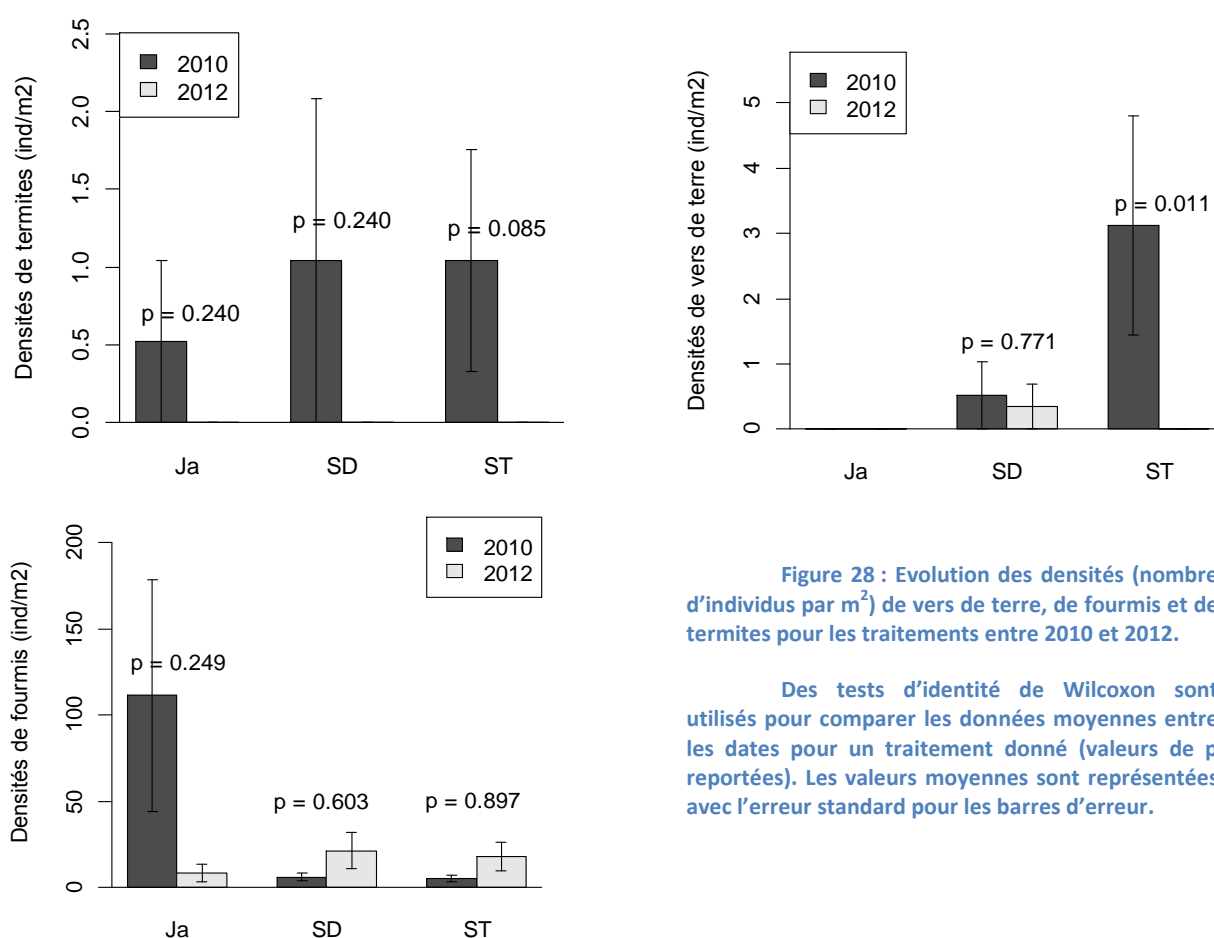


Figure 28 : Evolution des densités (nombre d'individus par m²) de vers de terre, de fourmis et de termites pour les traitements entre 2010 et 2012.

Des tests d'identité de Wilcoxon sont utilisés pour comparer les données moyennes entre les dates pour un traitement donné (valeurs de p reportées). Les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5 Le suivi des peuplements végétaux

La biomasse aérienne fraîche moyenne de *Stylosanthes guianensis* mesurée sur SD et ST est de 55,1 tonnes de matière fraîche par hectare ($cv = 0.13$) et, le nombre moyen de pieds comptés par mètre carré est de 12,3 ($cv = 0.15$). Ces paramètres ne varient pas significativement entre SD et ST.

La végétation spontanée, observée sous jachère naturelle (Ja), se compose d'une seule espèce, le *Paspalum conjugatum*. C'est une graminée pérenne à croissance stolonifère.

2.5.1 Les mesures durant la phase de croissance des plants

2.5.1.1 Nombre total de feuilles, rythme d'émission foliaire et poids des plants

La figure 29 de gauche présente le nombre cumulé de feuilles émises de 2 mois (M2) à 7 mois (M7) après la plantation. ASD montre un nombre cumulé de feuilles significativement plus important que AI et qu'AST en M3 ($p = 6.99e-05$) et en M4 ($p = 8.43e-06$). Par la suite, le nombre total de feuilles est similaire pour tous les traitements.

Le nombre de feuilles émises par jour (graphique de droite) ne varie pas significativement entre modalités pour un mois donné ($0.09 \leq p \leq 0.91$). Cependant, toutes modalités confondues, il est significativement plus élevé en M5(b), comparé à M2(a), M3(a), M4(a) et M7(a). M6 (ab) présente une situation intermédiaire ($p \leq 5.8e-06$).

Le poids des plants en AI est significativement plus élevé que celui des plants en ASD pour M6 et pour M7 ($p = 0.00$ pour les deux mois). AST ne montre aucune différence significative avec AI et avec ASD (graphique du bas de la figure 29).

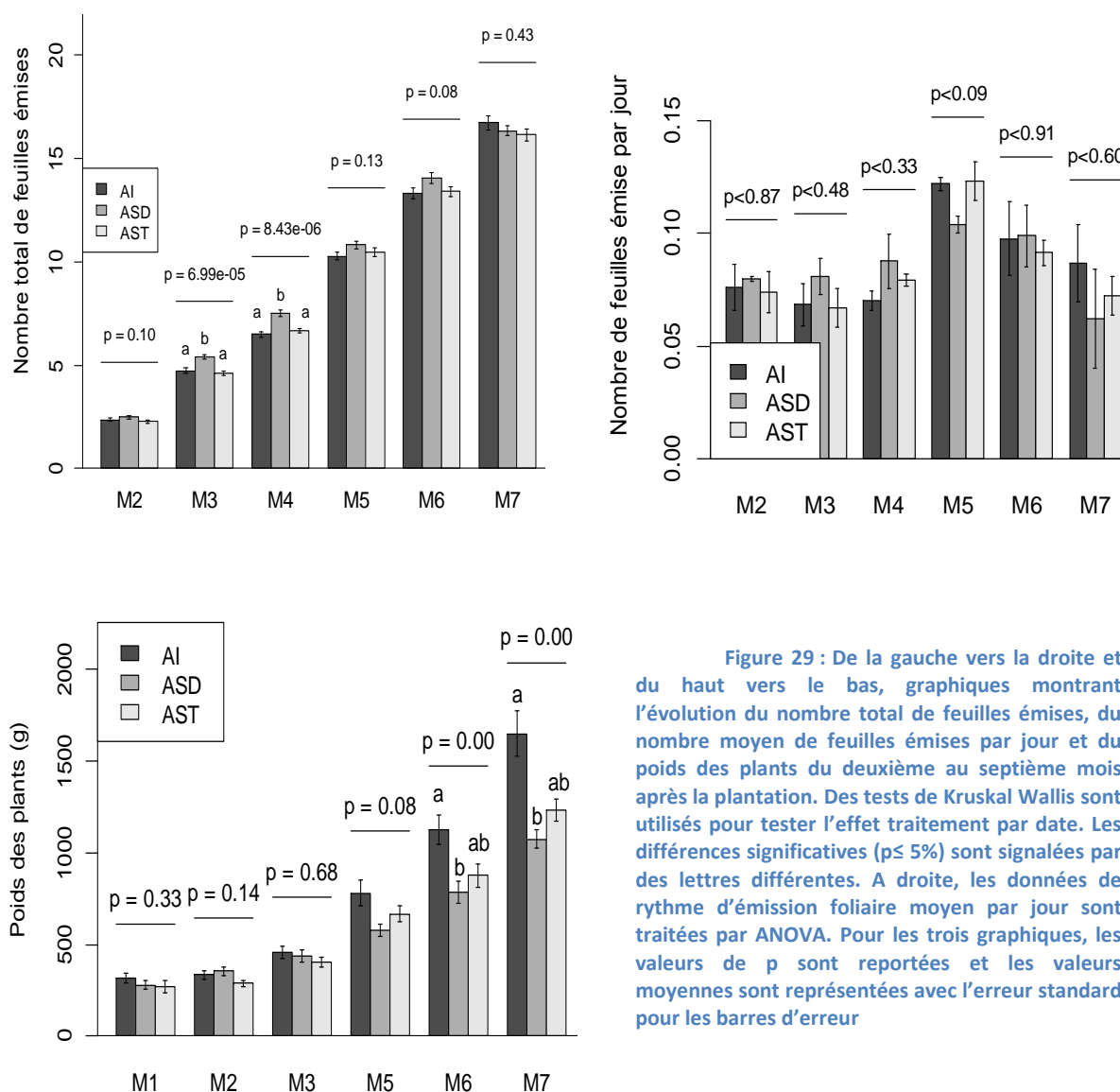


Figure 29 : De la gauche vers la droite et du haut vers le bas, graphiques montrant l'évolution du nombre total de feuilles émises, du nombre moyen de feuilles émises par jour et du poids des plants du deuxième au septième mois après la plantation. Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet traitement par date. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. A droite, les données de rythme d'émission foliaire moyen par jour sont traitées par ANOVA. Pour les trois graphiques, les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur

2.5.1.2 La caractérisation des racines

2.5.1.2.1 Proportion d'enracinement, volume et poids racinaires moyens

Selon la figure 30, en M1 la proportion de plants enracinée est significativement plus importante pour AI (80%) comparée à ASD (20%) ; AST (38%) ne se différencie pas significativement de l'une ou de l'autre modalité, avec ($p = 0.00$). A partir de M2, il n'y a pas de différence significative.

Le volume racinaire moyen des échantillons présentant des racines montre une valeur significativement plus faible pour ASD en M6 comparée à AI et à AST ($p = 0.00$).

Comparé à AI, le poids moyen des racines est significativement plus faible pour ASD et pour AST en M1 ($p = 0.00$). En M6, ASD est significativement plus faible que AI et que AST ($p = 0.00$).

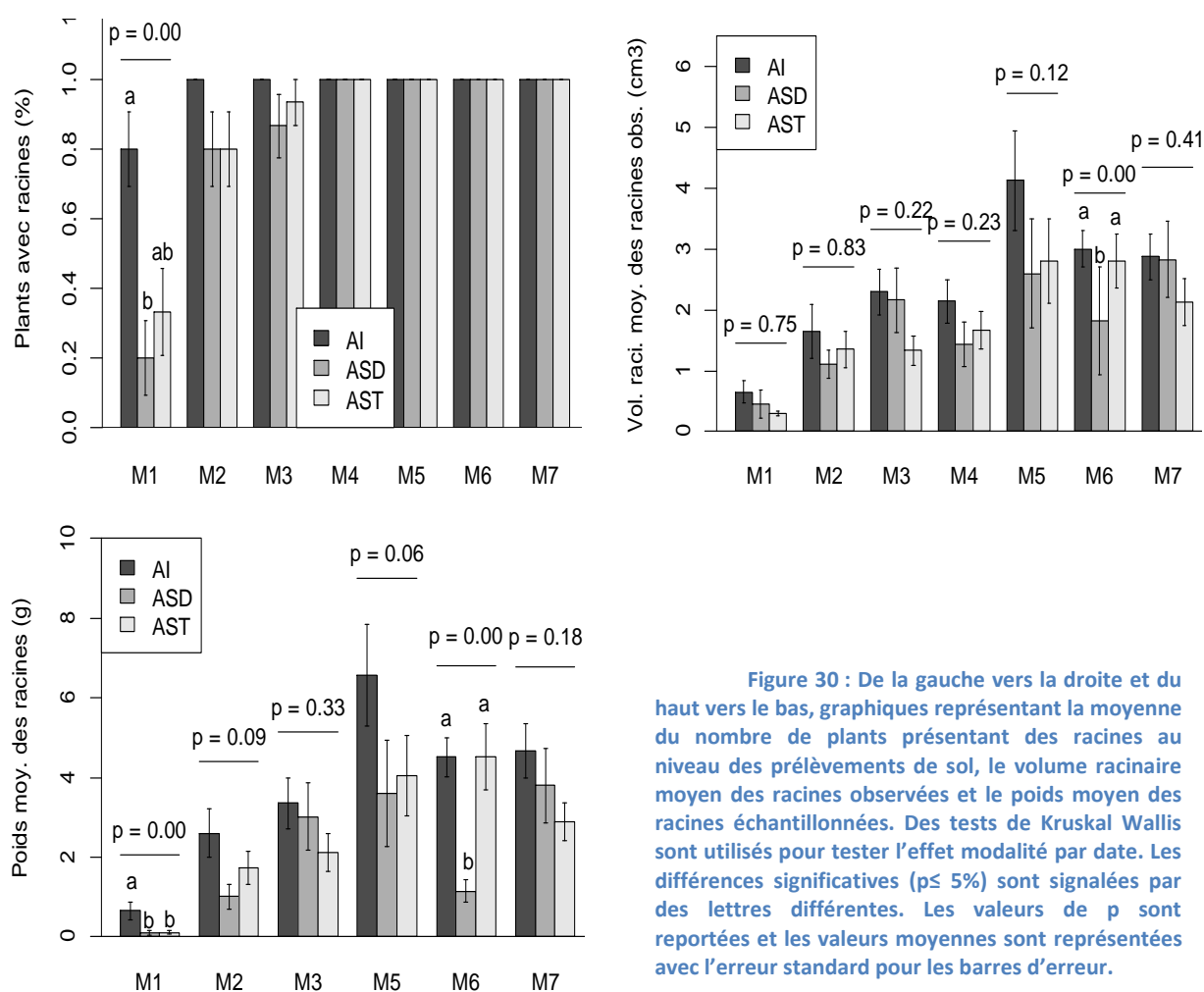


Figure 30 : De la gauche vers la droite et du haut vers le bas, graphiques représentant la moyenne du nombre de plants présentant des racines au niveau des prélèvements de sol, le volume racinaire moyen des racines observées et le poids moyen des racines échantillonnées. Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet modalité par date. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.1.2.2 DRL, SRL et RTD

La figure 31 présente les données de DRL, SRL et RTD. AI présente des DRL significativement plus importantes que ASD en M1, M4, M5 et M6 ($0.001 \leq p \leq 0.006$). Pour ces mêmes dates, AST a des valeurs de DRL intermédiaires qui ne sont pas significativement différentes d'ASD, sauf en M6 où elle est significativement supérieure ($p = 0.000$).

Sur la période, AI et AST ne montrent aucune différence significative de DRL. En M2, M3 et M7, les DRL des trois modalités ne présentent pas de différence significative entre elles.

Pour les mesures des SRL, ASD présente des valeurs significativement plus faibles que AI en M2 et que AST en M5 ($p = 0.05$ et $p = 0.02$ respectivement).

Les RTD de ASD sont significativement plus faibles qu'AST en M2 et que AI et AST en M6 ($p = 0.00$ et $p = 0.01$ respectivement).

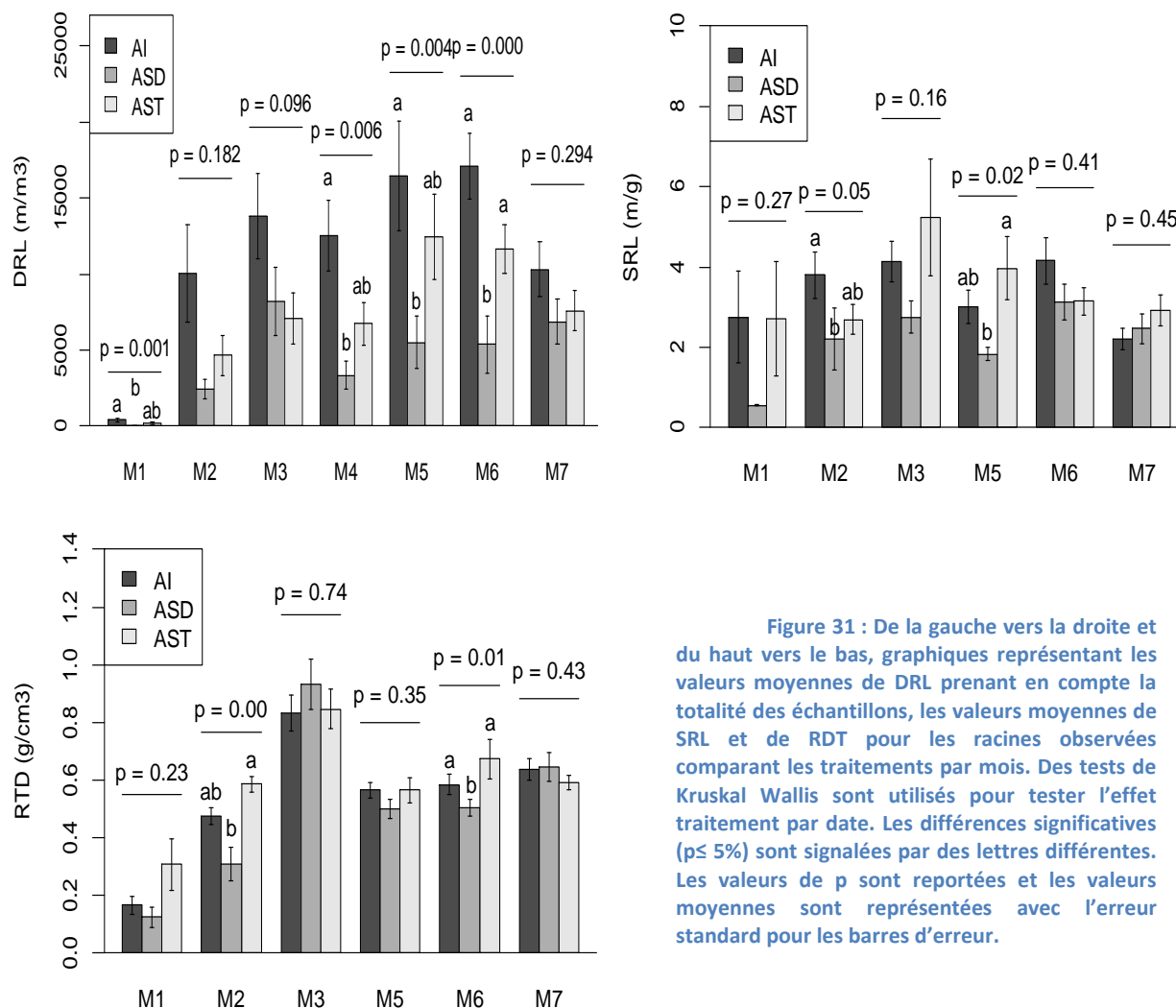


Figure 31 : De la gauche vers la droite et du haut vers le bas, graphiques représentant les valeurs moyennes de DRL prenant en compte la totalité des échantillons, les valeurs moyennes de SRL et de RTD pour les racines observées comparant les traitements par mois. Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet traitement par date. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.1.2.3 Diamètre racinaire moyen, évolution et répartition

Selon la figure 32, le diamètre racinaire moyen d'ASD est significativement plus élevé que celui de AI en M2, M5 et en M6 ($0.00 \leq p \leq 0.04$), et que celui d'AST en M5 ($p = 0.00$).

ASD montre une proportion moyenne de racines de diamètre supérieur à 0.5mm, significativement supérieure à AI en M2, M4, M5 et M6, et à AST en M3 et en M5. En M4, AST a une proportion significativement supérieure à AI pour cette classe de racines.

Sur la période allant de M1 à M6, AI présente une proportion moyenne de racines de diamètre supérieur à 0.5mm significativement plus importante en M1. Pour ASD et AST, cette proportion est significativement plus faible en M3.

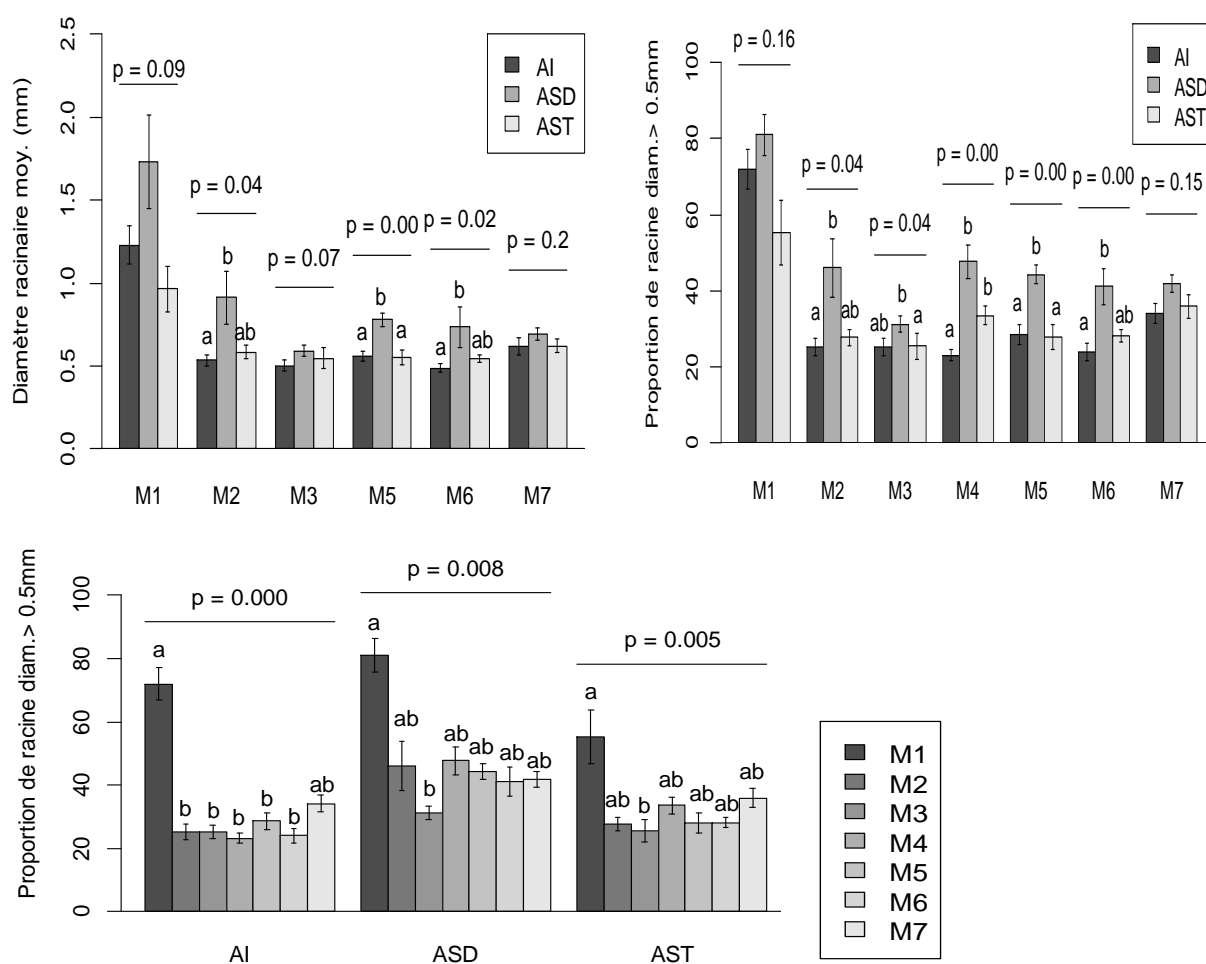


Figure 32 : De la gauche vers la droite, graphiques représentant les valeurs moyennes des diamètres racinaires et de la proportion de racines au diamètre inférieur à 0.5mm. Le graphique du bas figure l'évolution de la proportion de racines au diamètre inférieur à 0.5 mm sur la période par traitement. Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet modalité par date et l'effet date par modalité. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.2 Les mesures à la fin de la phase de croissance des plants

2.5.2.1 DRL, SRL et RTD

La figure 32 présente les données de DRL, SRL et de RTD à la fin de la phase de croissance.

Les DRL en ASD sont significativement plus faibles entre 0 et 10cm de profondeur ($p=0.000$) et significativement plus fortes entre 10 et 20cm ($p=0.002$) qu'en AI et qu'en AST.

En comparant les DRL trouvées entre 0-10cm avec celles des profondeurs suivantes, on observe en AI, une diminution significative avec la profondeur à partir de 10-20cm ($p=3.20e-12$). Pour ASD et AST, les DRL diminuent significativement à partir de 20-30cm avec $p=1.49e-10$ et $p=2.19e-11$ respectivement.

Les SRL ne montrent pas de différences significatives en relation avec la profondeur par traitement ou en relation avec le traitement par profondeur.

Les RDT en ASD sont significativement plus élevées que celles en AI et en AST pour la profondeur 10-20cm ($p=0.00$).

Les RDT en AI et en AST diminuent significativement entre 0-10cm et 30-40cm de profondeur $p=0.00$ et $p=0.01$ respectivement.

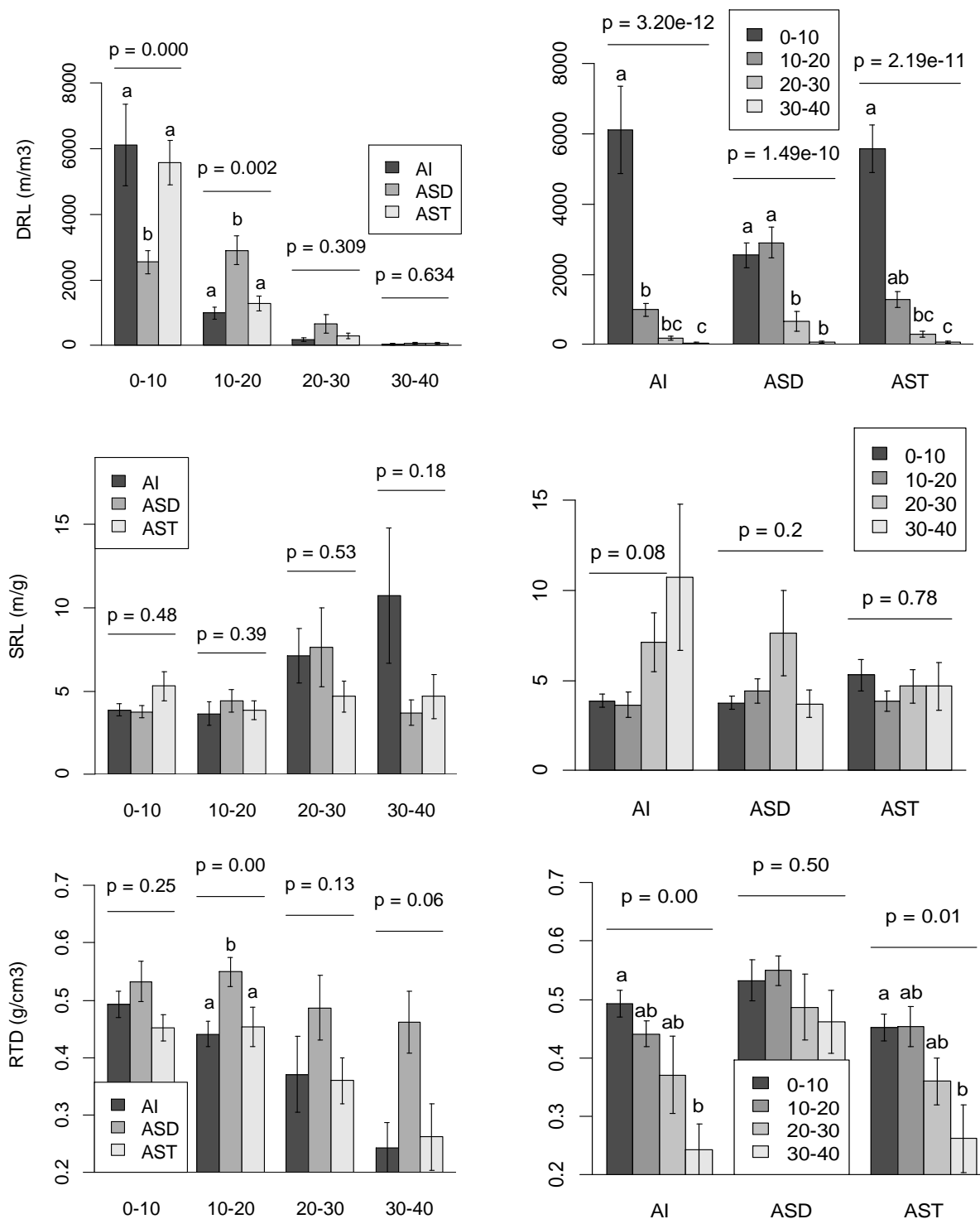


Figure 33 : Du haut vers le bas, graphiques représentant les valeurs moyennes de DRL prenant en compte la totalité des échantillons et les valeurs moyennes de SRL et de RDT pour les racines observées. Pour chaque variable, la variation avec la profondeur en fonction du traitement (graphiques de gauche) et la variation par traitement avec la profondeur (graphiques de droite) sont présentées. Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet traitement par profondeur ainsi que l'effet profondeur par traitement. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.2.2 Diamètre racinaire moyen

Selon la figure 34 (en haut à gauche), il n'y a pas d'effet profondeur significatif par traitement sur les diamètres racinaires moyens.

Contrairement à ASD et à AST, le traitement AI présente une diminution significative du diamètre racinaire moyen entre les profondeurs 0-10cm et 20-30cm ($p=0.00$).

Comparée à AI, la proportion de racines de diamètre supérieur à 0.5mm est significativement plus faible pour ASD entre 10-20cm de profondeur ($p<0.03$).

AI et AST montrent une augmentation significative de la proportion de racines de diamètre supérieur à 0.5mm, entre 0-10cm et 10-20cm de profondeur.

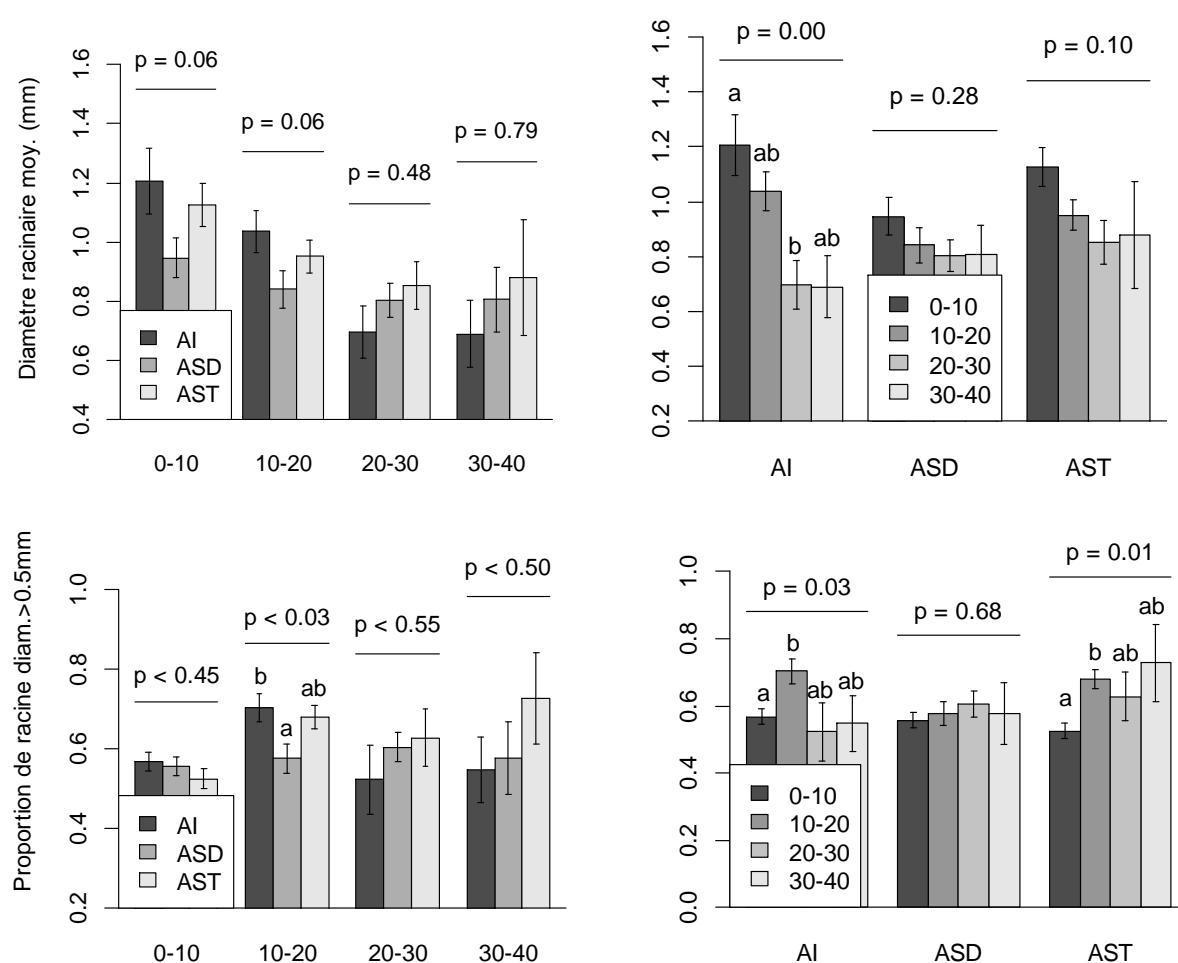


Figure 34 : Du haut vers le bas, graphiques représentant les valeurs moyennes de diamètre des racines et la proportion de racines de diamètre supérieur à 0.5mm pour les racines observées. Pour chaque variable, la variation par profondeur en fonction du traitement (graphiques de gauche) et la variation par traitement en fonction de la profondeur (graphiques de droite) sont présentées. Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester l'effet traitement par profondeur et l'effet profondeur par traitement pour les valeurs de diamètre racinaire moyen ainsi que pour l'effet profondeur par traitement pour les valeurs de proportion de racines. Des ANOVA sont utilisées pour tester l'effet traitement par profondeur pour les proportions de racines. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

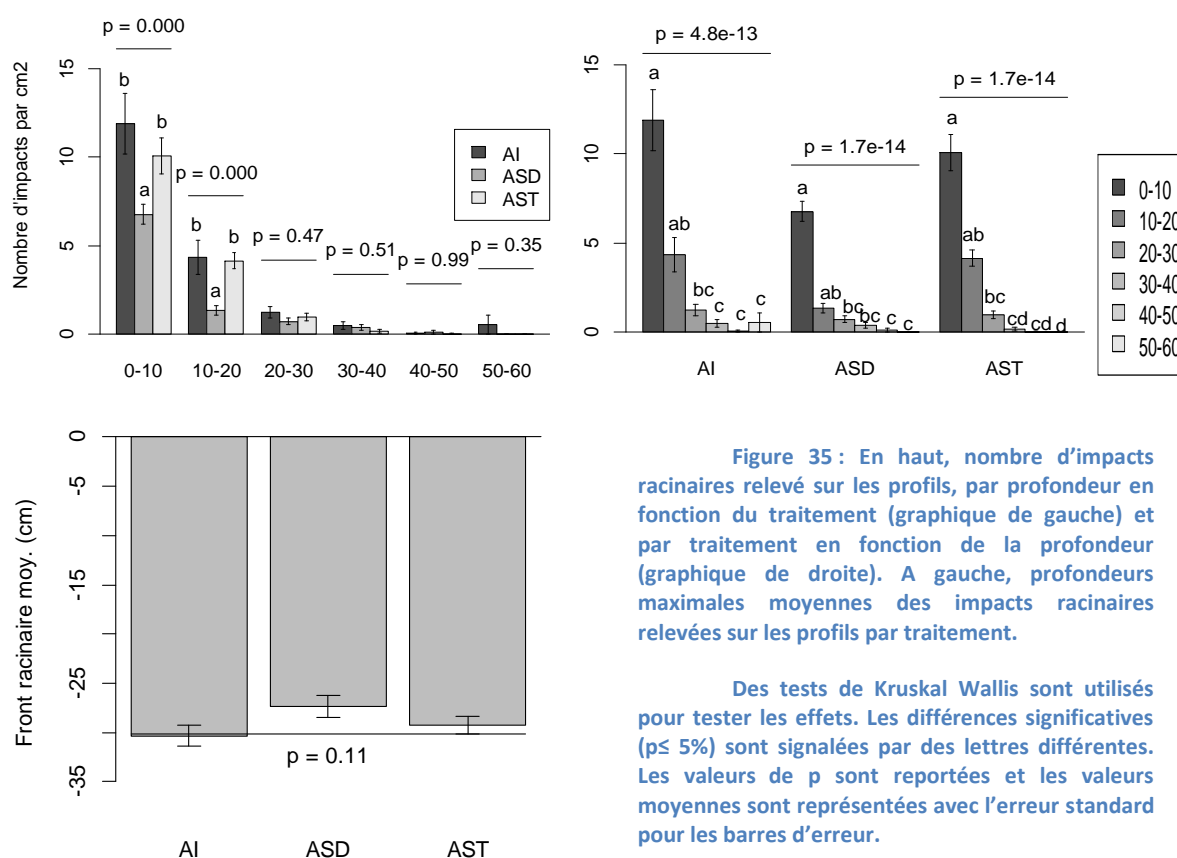
2.5.2.3 Les profils racinaires et les données extraites RACINE2

2.5.2.3.1 Les impacts et les fronts racinaires

On observe sur la figure 35 que la densité d'impacts/cm² est significativement plus faible dans traitement ASD que dans les traitements AI et AST pour les profondeurs 0-10cm ($p = 0.000$) et 10-20 cm ($p = 0.000$).

Au niveau de chaque traitement, on observe une diminution significative du nombre d'impacts à partir de 20-30cm de profondeur : AI ($p = 4.8e-13$), ASD ($p = 1.7e-14$), AST ($p = 1.7e-14$).

Les traitements ne se différencient pas par rapport aux moyennes des profondeurs maximales d'enracinement ($p = 0.11$).



2.5.2.3.2 Taux d'exploration racinaire et DRL

Le taux d'exploration (figure 36) en AST est significativement supérieur au taux en AI pour la profondeur 0-10cm ($p < 0.05$). Pour la profondeur de 10-20cm, le taux d'exploration est significativement plus faible en ASD comparé à AI et à AST ($p < 0.000$).

En prenant comme base de comparaison le niveau 0-10, les traitements AI et AST ont des taux d'exploration qui diminuent significativement à partir du niveau 30-40 ($p = 6.9e-13$) et ($p = 4.1e-14$) respectivement. Pour ASD, la diminution significative est constatée à partir de 20-30cm de profondeur ($p = 7.3e-15$). Les DRL calculées par le modèle sont significativement plus faibles en ASD comparées e AI et à AST pour les profondeurs 0-10 et 10-20cm ($p = 0.004$ et $p = 3.85e-05$) respectivement.

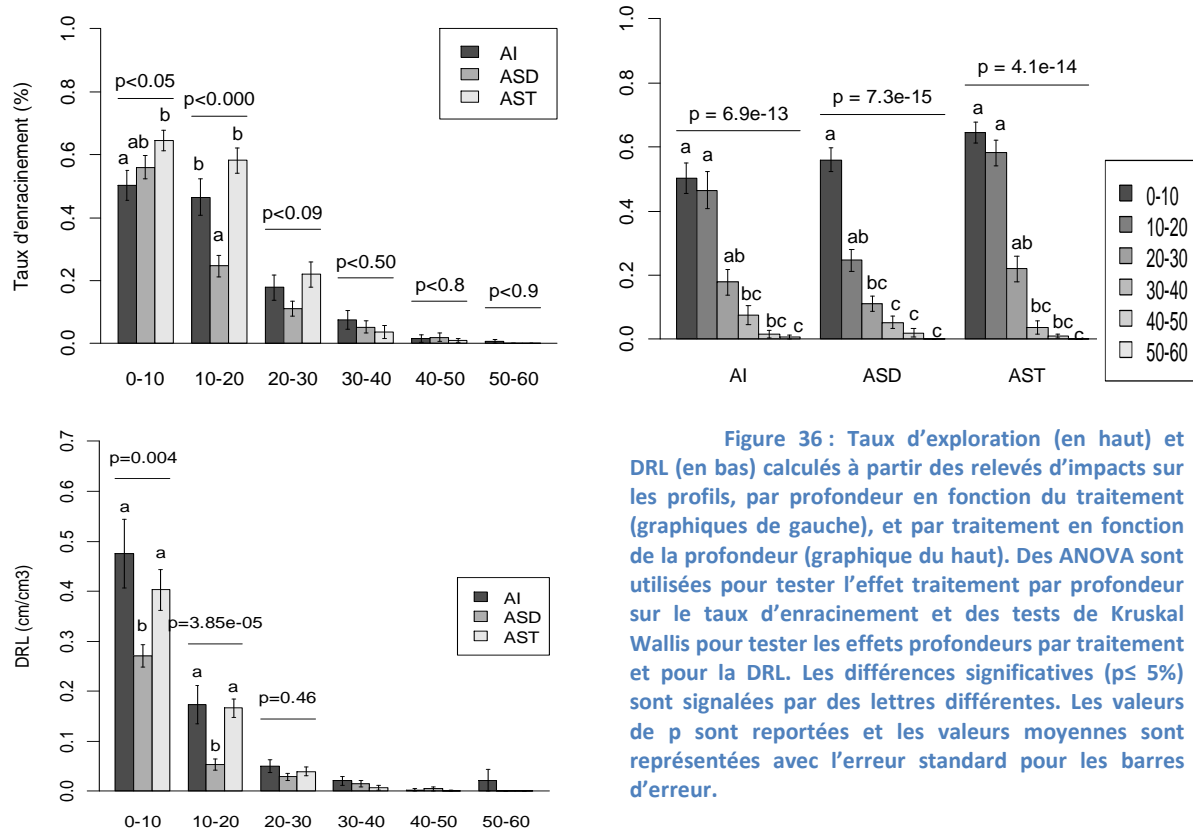


Figure 36 : Taux d'exploration (en haut) et DRL (en bas) calculés à partir des relevés d'impacts sur les profils, par profondeur en fonction du traitement (graphiques de gauche), et par traitement en fonction de la profondeur (graphique du haut). Des ANOVA sont utilisées pour tester l'effet traitement par profondeur sur le taux d'enracinement et des tests de Kruskal Wallis pour tester les effets profondeurs par traitement et pour la DRL. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.2.3.3 Ecart moyen entre racines

L'écart moyen entre racines (figure 37) est significativement plus fort en ASD comparé à AI pour la profondeur 0-10cm ($p = 0.01$). Pour AI et ASD, en partant de la profondeur 0-10cm, on observe une augmentation significative de l'écart moyen entre racines pour les profondeurs 10-20cm et 20-30cm ($p = 0.00$). Pour AST, l'augmentation significative se situe uniquement à la profondeur 20-30cm ($p = 3.1 \times 10^{-5}$). Pour les autres profondeurs (30-40cm et 40-50cm pour AI et ASD, et 10-20cm de plus pour AST), on n'observe pas de différences significatives avec la profondeur 0-10cm.

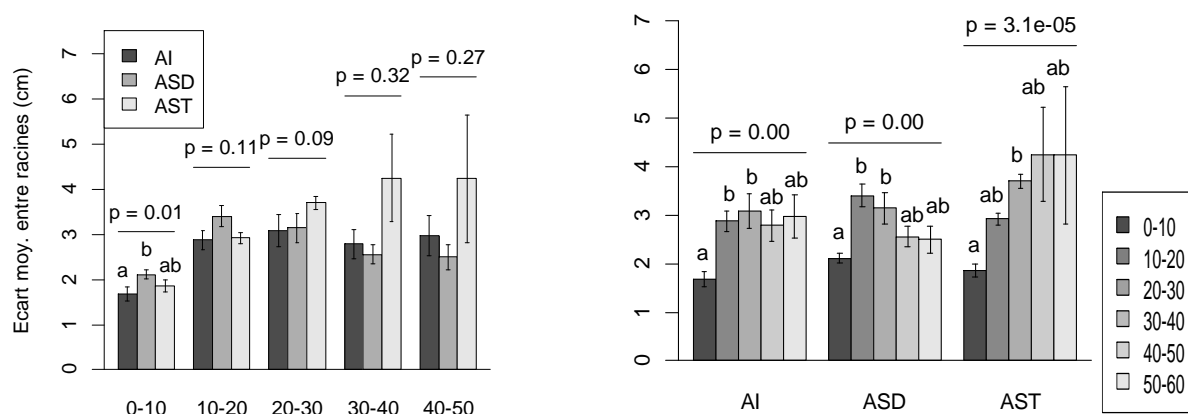


Figure 37 : Ecart moyen entre racines calculé à partir des relevés d'impacts sur les profils, par profondeur en fonction du traitement (graphique de gauche), et par traitement en fonction de la profondeur (graphique de droite). Des tests de Kruskal Wallis sont utilisés pour tester les effets traitement par profondeur et les effets profondeurs par traitement. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.2.4 Résistances à l'arrachage

On observe sur la figure 38, que le traitement ASD présente une résistance à l'arrachage significativement plus forte que AI et que AST ($p < 1.42e-07$). Le poids moyen des plants testés ne se différencie pas de manière significative ($p < 0.74$).

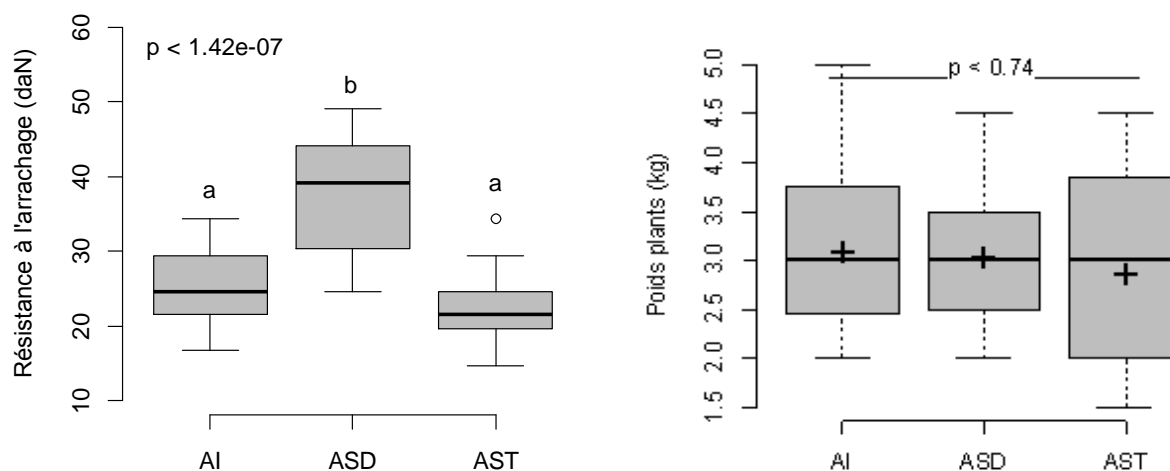


Figure 38 : Le graphique de gauche illustre les valeurs des forces appliquées pour l'arrachage des plants en fonction des traitements. Celui de droite présente la distribution du poids des plants testés pour chaque traitement. Des ANOVA sont utilisées pour tester les différences pour les valeurs moyennes de résistance et le poids moyen des plantes par traitement. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes.

2.5.2.5 Masse sèche et teneur en minéraux des plants.

Selon la figure 39, le traitement ASD a une teneur en matière sèche significativement plus élevée que AI ($p < 0.05$). AST présente une situation intermédiaire.

AST a une teneur en K (en %MS) qui est significativement supérieur à ASD ($p < 0.04$).

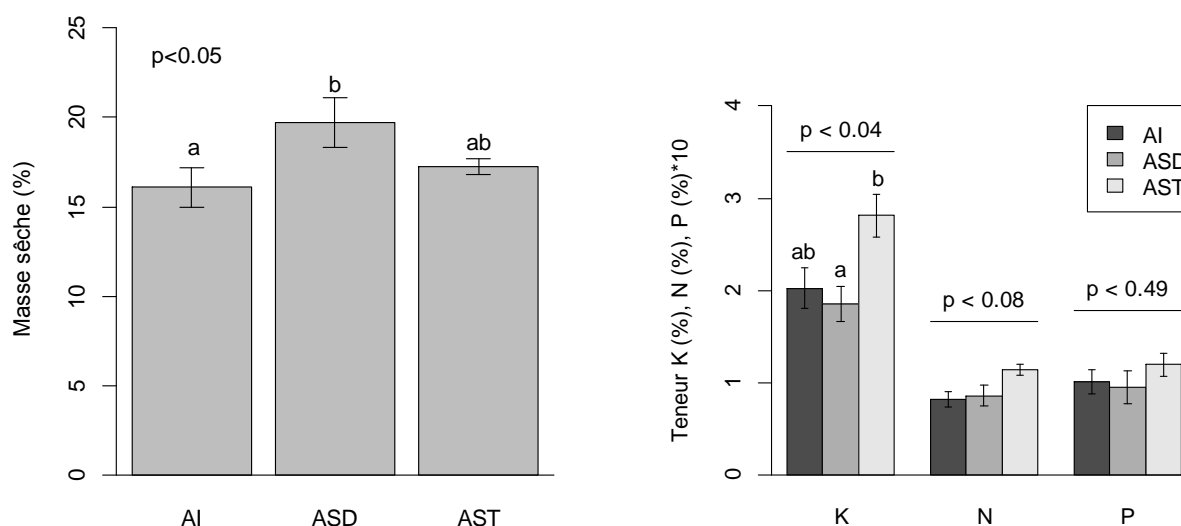


Figure 39 : Le graphique de gauche donne le pourcentage moyen de matière sèche des plants après passage à l'étuve, en fonction du traitement. A droite, le graphique présente les valeurs moyennes de teneur en potassium (K), azote (N) et phosphore (P), en % de la matière sèche, en fonction des traitements. Des ANOVA sont utilisées pour tester l'effet traitement sur ces variables. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.3 Les mesures à la récolte des fruits

2.5.3.1 Aspects quantitatifs

La figure 40 présente des mesures de variables en lien avec la morphologie des plants au moment de la récolte des fruits. De l'analyse de variance des moyennes, il ressort que :

- Le poids des plants échantillonnés au stade de fruits matures est significativement plus faible pour le traitement ASD comparé au traitement AI ($p < 0.0132$).
- Le poids des fruits ne diffère pas significativement entre traitements ($p < 0.175$).
- Le rapport des mesures du poids des fruits sur le poids des plants se révèle significativement plus fort pour le traitement ASD comparé AI ($p < 0.0316$).
- Le nombre moyen de rejets (bulbilles, happas, cayeux et rejets souterrains tous confondus) est significativement plus faible en AST comparé à AI ($p < 0.017$).
- Le poids moyen de l'ensemble des rejets par plant est significativement plus fort en AI, comparé à ASD et à AST ($p < 0.00104$).
- Le rapport entre le poids des rejets et le poids des plants est significativement plus important en AI comparé à ASD ($p < 0.0496$).
- Le poids de la feuille D est significativement plus faible pour ASD, comparé à AI et à AST ($p < 6.14 \times 10^{-5}$).
- Le rapport entre le poids de la feuille D et le poids du plant est significativement plus faible en ASD, comparé à AST ($p < 0.00682$). Ce rapport est constant pour ASD.

2.5.3.2 Aspects de la morphologie du fruit et du pédoncule

Les données concernant les aspects de la morphologie du fruit et du pédoncule sont représentées dans les graphiques de la figure 41. Les analyses de variances des moyennes montrent que :

- Le nombre moyen total d'yeux et le poids moyen par œil des fruits ne varient pas significativement entre les traitements ($p < 0.40$ et $p < 0.812$) respectivement.
- Le poids des couronnes est significativement plus faible en ASD comparé à AI ($p < 0.0216$).
- La longueur du pédoncule est significativement plus forte en AI comparé à ASD et à AST ($p < 0.00142$).
- Le diamètre du pédoncule est significativement plus fort en AI comparé à ASD ($p < 0.0145$).
- Le rapport poids du fruit sur longueur du pédoncule n'est pas significativement différent entre les traitements ($p < 0.825$).

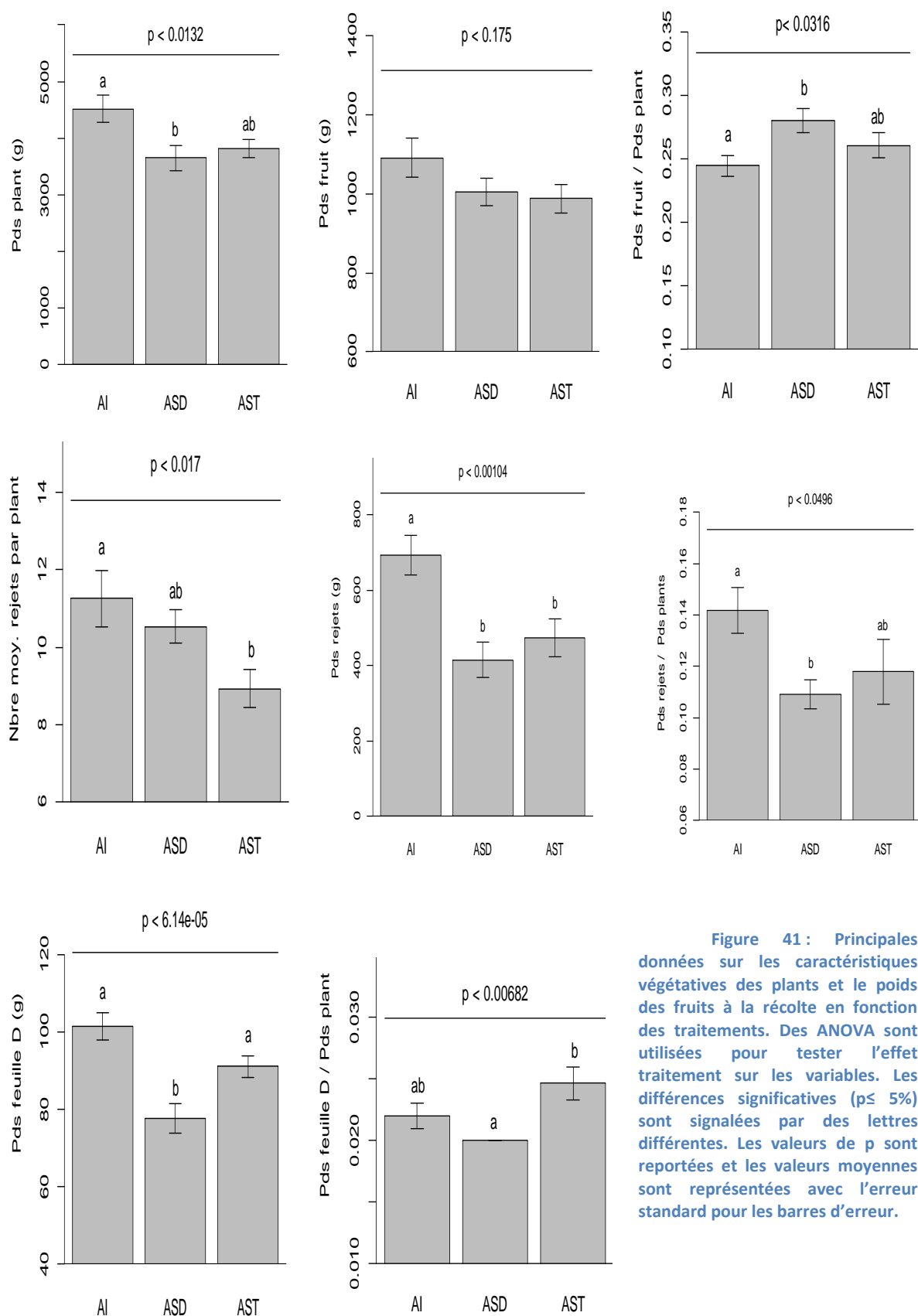


Figure 41 : Principales données sur les caractéristiques végétales des plants et le poids des fruits à la récolte en fonction des traitements. Des ANOVA sont utilisées pour tester l'effet traitement sur les variables. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

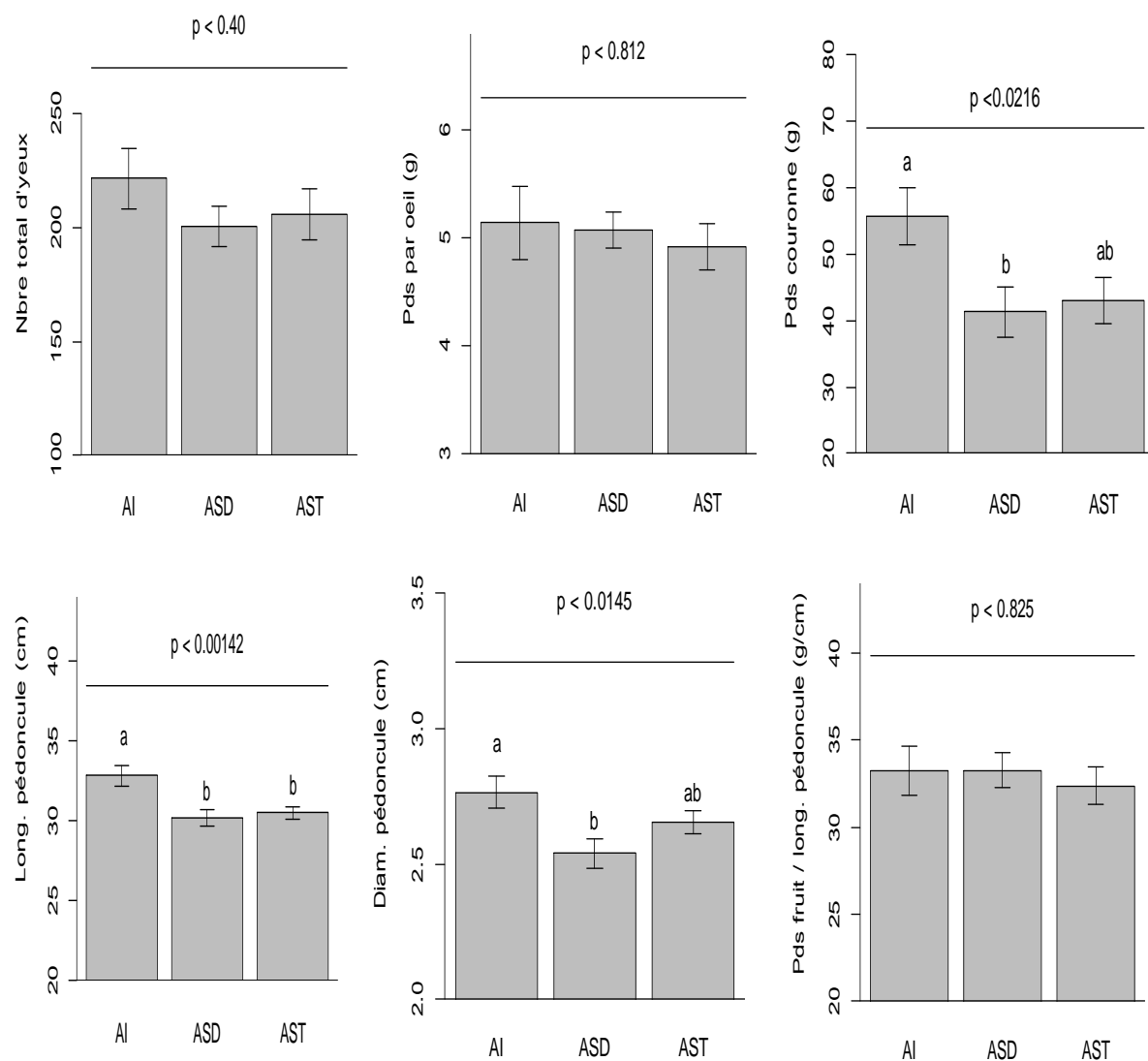


Figure 42 : Données sur les caractéristiques morphologiques des fruits et des pédoncules en fonction des traitements. Des ANOVA sont utilisées pour tester l'effet traitement sur les variables. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

2.5.3.3 Aspects qualitatifs des fruits

Les données de teneur en sucre (*figure 42*) ne montrent pas de différences significatives entre les traitements que ce soit au niveau global du fruit ($p < 0.291$), ou au niveau des trois partitions différenciées pour l'analyse ($p < 0.143$).

L'acidité totale moyenne des fruits ne varie pas entre traitements ($p < 0.577$).

Le bas des fruits montre une acidité totale significativement supérieure pour ASD comparée à AI ($p < 0.034$). AST présente une acidité totale intermédiaire.

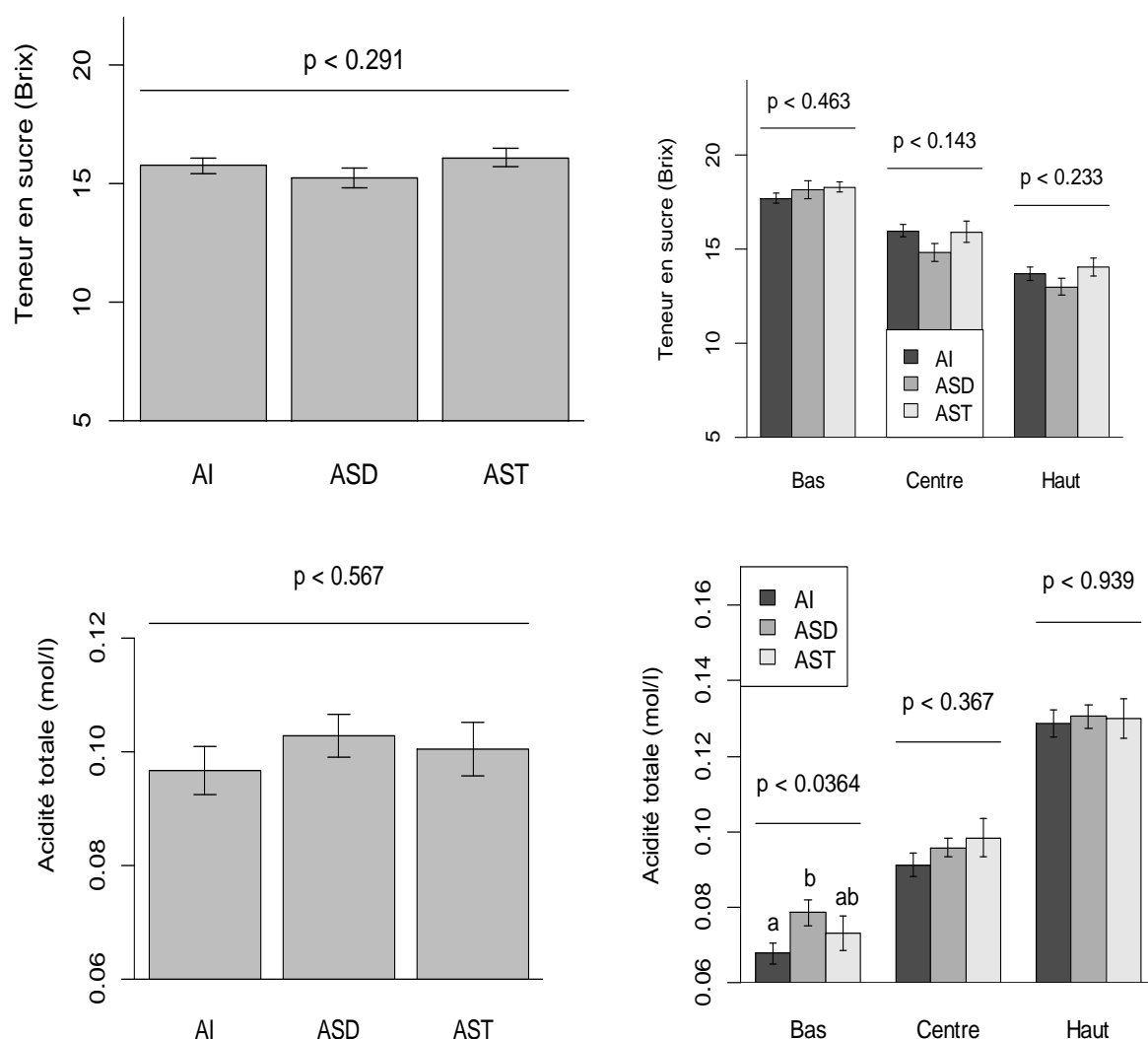


Figure 43 : Données qualitatives sur les fruits (teneur en sucre et acidité totale), en fonction des traitements. Des ANOVA sont utilisées pour tester l'effet traitement sur les variables. Les différences significatives ($p \leq 5\%$) sont signalées par des lettres différentes. Les valeurs de p sont reportées et les valeurs moyennes sont représentées avec l'erreur standard pour les barres d'erreur.

3 Discussion

Nos résultats montrent que les rendements en fruits ne varient pas avec les traitements. Mais, des variations sur la croissance et le développement végétatif ainsi que sur l'enracinement pour les différents traitements sont relevées. Ces variations peuvent traduire des effets liés à la structuration du sol, agissant sur l'enracinement de la plante en relation avec les autres conditions environnementales (Tracy, Black et al. 2011; Alameda, Anten et al. 2012). Notre discussion est centrée sur l'analyse de l'enracinement et les performances de la culture d'ananas en relations avec la structure du sol pour les différents traitements.

L'ananas planté après le Stylosanthes sans travail du sol à un rendement identique au traitement de référence en sol travaillé. Cela implique que les conditions de sol qui ont été instaurées par le Stylosanthes permettent aux racines de l'ananas en sol non travaillé d'accéder aux ressources du sol en quantité équivalente aux racines en sol travaillé.

Ce résultat est novateur en culture de l'ananas. Nous proposons d'analyser les caractéristiques d'enracinement suivant les traitements pour expliquer ces effets.

3.1 Les caractéristiques racinaires

Ainsi, nos résultats révèlent des disparités d'ordre qualitatif et quantitatif entre les traitements au niveau des systèmes racinaires et ce, malgré une forte variabilité (variance des données mesurées). Comme cela a été noté pour d'autres espèces (Lipiec, Horn et al. 2012), une forte plasticité des racines de l'ananas aux conditions du sol en est certainement à l'origine.

Au regard de la proportion de plants enracinés mais aussi du poids des racines et des données de densité de longueur racinaire (DRL) supérieurs, recueillis au cours et en fin du cycle végétatif, AI présente des conditions de sol plus favorables au développement et à la croissance des racines. Par ailleurs, les cartographies des impacts racinaires relevés en fin de cycle témoignent d'un nombre d'impacts racinaires supérieur sur les 20 premiers cm, en condition de sol travaillé (AI et AST) comparé au traitement sans travail du sol. Pourtant les rendements en fruits sont similaires. La structuration du sol par le Stylosanthes en sol non travaillé paraît donc instaurer des conditions de sol non limitantes pour la croissance et le développement de l'ananas.

3.1.1 La DRL

Les mesures effectuées en fin de cycle végétatif présentent de manière contrastée une DRL en condition de sol non travaillé plus importante pour le niveau inférieur (10 à 20 cm) comparée à celle des deux autres traitements. De plus, on remarque que pour ce même traitement, la DRL est aussi plus importante à ce niveau et ce malgré l'absence de différence entre l'indice des vides du niveau supérieur (0-10cm comparé à 10-20cm). Cela signifie que les conditions d'enracinement y sont plus favorables. Nous pensons que les racines du Stylosanthes ont instauré des porosités dans le sol non travaillé. Ces porosités ont été colonisées par les racines de l'ananas au niveau le plus favorable.

Des corrélations négatives existent entre la DRL et le niveau de compaction du sol pour diverses grandes cultures, comme le *blé* et le *maïs* (Logsdon, Reneau et al. 1987; Ishaq, Ibrahim et al. 2001) ainsi que pour d'autres espèces pouvant être utilisées comme plantes de couverture (Weil 2012).

Cependant, cette similitude avec les autres espèces ne se retrouve pas dans la répartition des racines de l'ananas en profondeur. Ainsi, en condition compactée, la plupart des espèces produit d'avantage de racines en surface. C'est par exemple le cas pour le maïs (Ball-Coelho, Roy et al. 1998; Martínez, Fuentes et al. 2008), le blé et le soja (Iijima, Morita et al. 2007) ou l'orge (Ghini, Bettiol et al. 2011).

Les paramètres qui influent sur la résistance à la pénétration déterminent pour l'essentiel les conditions d'enracinement et prévalent sur les propriétés chimiques du sol (Bécel, Vercambre et al. 2012; Valentine, Hallett et al. 2012). La teneur en eau du sol est le principal élément à considérer (CLARK, GOWING et al. 2005) et, pour un sol donné, la résistance à la pénétration décroît avec sa teneur en eau (Pabin, Lipiec et al. 1998; Rajaram and Erbach 1999). L'élongation des racines en milieu compacté est donc conditionnée principalement par la teneur en eau du sol (TAYLOR and RATLIFF 1969; Pagliai, Marsili et al. 2003).

En sol non travaillé (ASD), cela suggère que la teneur en eau de la zone située à 10-20cm de profondeur est supérieure et est plus favorable à l'enracinement que la zone de surface de notre essai. Cela concorde avec d'autres observations qui montrent qu'un sol non travaillé est plus humide en profondeur qu'en surface (Linn and Doran 1984; Mulebeke, Kironchi et al. 2013). Par ailleurs, les données de pluviométrie sur la période d'observation laissent apparaître de nombreux épisodes de déficit hydrique qui accentuent certainement les effets indiqués. Ainsi, en accord avec les observations de Sharp et de Davies (1985) sur le maïs, on assiste à une pénétration des racines de l'ananas en profondeur quand la surface du sol est sèche.

Toutefois, et comme nous l'avons précisé au premier chapitre de ce document, pour pouvoir pénétrer le sol, les racines doivent disposer de porosité adéquate en termes qualitatif et quantitatif. Selon Ehlers et Köpke (1983), dans un sol non travaillé ce sont les biopores (laissées par les trajets des racines des cultures précédentes ou par la faune du sol) qui permettent la croissance des racines. A défaut, elles doivent être capables de déplacer les particules du sol pour croître (Aubertin and Kardos 1965), et donc disposer d'une force de pénétration en rapport avec la résistance du sol (Bengough, Croser et al. 1997). A notre connaissance, la force de pénétration exercée par les racines de l'ananas n'a pas encore été mesurée. Mais, les caractéristiques morphologiques et physiologiques généralement décrites (Bartholomew, Paull et al. 2003) et les techniques culturales mises en œuvre laissent préjuger de peu d'aptitude à la pénétration d'un sol compacté.

On peut donc penser que ce sont des biopores présents dans le sol à ce niveau qui ont permis aux racines de croître (Logsdon 2013). Ces biopores ont probablement été instaurés par les racines du *Stylosanthes* au cours du précédent cultural. Diverses espèces de

Stylosanthes ont déjà été évaluées pour leur aptitude à pénétrer les sols compactés et à favoriser ainsi l'enracinement en profondeur des cultures en rotation (Godefroy 1988; Poss, Hartmann et al. 2004; Hartmann, Poss et al. 2008). D'autres espèces en rotation ont présenté les mêmes effets sur l'enracinement des cultures (Williams and Weil 2004; Ball, Bingham et al. 2005; Calonego and Rosolem 2010) ou sur l'amélioration de la macroporosité en profondeur (McCallum, Kirkegaard et al. 2004), confortant notre hypothèse. Enfin, toujours dans notre sens, Lim et Douglas (2000), mentionnent qu'en condition sèche et compactée, les racines empruntent préférentiellement les biopores laissés par le précédent cultural, et Paustian et Andrén (1997) de même que Logsdon (2013), indiquent aussi que les racines sont capables de trouver les points de faible densité pour la pénétration.

Concernant les différences entre traitements, comment expliquer des croissances moindres des racines en profondeur pour AST et AI, dans des conditions de résistance du sol comparativement plus favorables ? Gubiani et Reicher (2013) soulignent que ce n'est pas la compaction qui explique à elle seule les effets sur la DRL. Néanmoins, le niveau de compaction détermine la plupart des autres paramètres qui concourent à la croissance des racines. Et, comme relaté précédemment, la teneur en eau du sol est souvent impliquée dans les différences observées.

Selon Rowse et Stone (1980), l'un des effets notables du travail du sol est l'augmentation de la capacité de rétention en eau, tout en facilitant le drainage. A cela, s'ajoute une amélioration des échanges gazeux, CO_2 et O_2 principalement, nécessaires au bon fonctionnement des racines (Reicosky and Lindstrom 1995). Tao et Sui (2013) signalent que l'aménagement de billons permet l'augmentation de l'humidité du sol sur 0-40cm de profondeur. Ces éléments favorables, qui prévalent certainement dans nos traitements en condition travaillée, expliquent pourquoi l'ananas, comme la plupart des autres espèces, présente l'essentiel de la DRL dans les 10 premiers cm de sol (Muñoz-Romero, Benítez-Vega et al. 2010).

Une autre différence entre le traitement ASD et les deux autres réside dans le nombre d'impacts racinaires relevé sur les profils. Sur la profondeur allant de 0 à 10 cm, on peut supposer qu'une plus faible valeur est à rapprocher d'une DRL inférieure observée : moins de racines et donc moins de probabilité d'avoir des impacts sur le profil. Mais les mesures d'impacts au niveau inférieur (10-20) contredisent cette analyse : à une DRL supérieure est associé un nombre d'impacts inférieur comparé aux deux autres traitements. Cela implique obligatoirement que l'on se trouve en présence de racines moins ramifiées dans le traitement ASD.

Cette analyse corrobore notre hypothèse sur l'enracinement en profondeur de l'ananas pour ce traitement en lien avec le précédent Stylosanthes. Il est en effet probable, que les racines de l'ananas, qui ont emprunté les porosités laissées par les racines de Stylosanthes pour pénétrer en profondeur, n'ont pas pu percer les parois pour se ramifier.

Par ailleurs, le nombre d'impacts racinaires et les taux d'exploration racinaire (calculés à partir du modèle Racine2) bien inférieurs pour ASD à cette profondeur, militent aussi dans le sens d'une plus faible ramification racinaire.

Nous avons déjà abordé la problématique du « wilt » lors de la présentation de nos modalités d'échantillonnage. Cette maladie impacte d'autant plus le développement des plants que les conditions du milieu sont défavorables (Sether and Hu 2001; Sether and Hu 2002; Sether, Borth et al. 2010). Dans notre expérimentation, il n'est pas possible de distinguer les effets du « wilt » en interaction avec les conditions du milieu, des effets directement imputables aux traitements testés. Cependant, nous pensons que c'est un risque de biais important, qui a pu influencer négativement sur la DRL en ASD.

La vitro culture permet d'obtenir des plants indemnes des virus impliqués dans la maladie (Hu, Sether et al. 2005). Une utilisation de plants sains dans notre essai aurait levé cette ambiguïté. Mais le délai imparti au travail de la thèse était insuffisant pour permettre la mise en place d'un tel dispositif avec des vitro plants indexés.

3.1.2 La DRL et le taux d'exploration des racines générés par le modèle RACINE2

3.1.2.1 La DRL

Le modèle génère des valeurs de DRL plus faibles que celles issues des données relevées sur les échantillons de racines pour l'ananas en sol non travaillé. L'utilisation du nombre d'impacts racinaires sur le profil pour calculer la DRL ne prend pas en compte les racines qui ont un trajet vertical et une faible ramification latérale. Ces types de racines sont probablement plus nombreux en ASD.

Des modèles sont privilégiés pour approcher les phénomènes complexes et/ou difficilement accessibles, comme celui de la distribution des racines dans le sol. Vouée à la compréhension, la modélisation amène à une simplification du fonctionnement d'un système (Vries 1989; Hanks and Ritchie 1991). La validation d'un modèle se fait par confrontation avec les données d'une situation particulière. A ce stade de la discussion autour de la DRL, il s'avère intéressant de comparer les données récoltées au champ sur les longueurs racinaires avec celles générées par le modèle Racine2 à partir des points d'impact sur les profils. D'autres sorties du modèle Racine2 permettent en effet de mieux caractériser l'enracinement en générant des données qui sont difficilement accessibles. Nous aborderons ensuite les autres sorties du modèle.

On remarque que pour le niveau 0-10 cm, le modèle prédit assez fidèlement les données d'échantillonnage et on retrouve la même différenciation entre traitements. Par contre, pour la profondeur 10-20 cm les sorties du modèle sont très éloignées des données de terrain et particulièrement pour le traitement ASD. Selon notre précédente analyse les racines en ASD sont peu ramifiées. Le modèle, en se basant sur le nombre d'impacts qui est directement relié au taux de ramification des racines, sous-estime par conséquent la DRL.

3.1.2.2 Le taux d'exploration des racines

Le taux d'exploration des racines ne varie pas entre les traitements pour le niveau 0-10cm. L'accès aux ressources du sol est identique entre les traitements, malgré une DRL plus faible en ASD. Le modèle met en évidence l'existence d'un réseau poral à la distribution homogène dans le sol, qui a été colonisé par les racines de l'ananas. L'instauration de ce réseau est probablement liée à des effets de dessiccation du sol compact en ASD sous l'action du climat.

Cette donnée découle directement de la répartition des impacts sur le profil. Le paramétrage du modèle considère une distance de 5 cm pour la zone d'influence des racines. On remarque que malgré une DRL et un nombre d'impacts racinaire plus faibles, ainsi qu'un écart moyen entre racines plus élevé, on obtient un taux d'exploration similaire pour ASD avec les deux autres traitements pour le niveau 0-10cm. Cela signifie que la quantité de sol explorée par les racines et, par conséquent, l'accès aux ressources potentielles (eau et nutriments), est similaire entre les traitements. Il y aurait donc une « optimisation » de la distance entre racines pour compenser un DRL plus faible en ASD. A notre connaissance, une telle aptitude n'a jamais été relevée. Au contraire, on observe fréquemment une concentration des racines en lien avec la distribution hétérogène des ressources dans le sol que ce soit pour l'eau (Adiku, Rose et al. 2000; Schenk and Jackson 2002) ou les éléments minéraux (Jackson and Caldwell 1989; Leyser and Fitter 1998; Jobbágy and Jackson 2001; Li, Zhang et al. 2012). L'optimisation de l'énergie investie pour la captation de la ressource est avancée pour expliquer ce comportement (Fitter, Stickland et al. 1991; Canadell, Jackson et al. 1996).

La distribution des racines en ASD, révélée par le modèle, implique donc l'existence d'un réseau poral établi (Lipiec and Hatano 2003). Ce réseau se caractérise par une distribution homogène, impliquée dans le taux d'exploration observé pour les racines en ASD. L'origine d'une telle structure du réseau poral peut être soit biologique soit physique. Ainsi, il peut s'agir d'un effet des racines du *Stylosanthes* sur la structure, comme pour les pores, mis en évidence en profondeur. Mais cela est peu envisageable, car comme indiqué précédemment, les racines ont rarement une distribution homogène. Une action d'origine physique est donc plus probable. Par exemple, l'alternance de périodes de dessiccation-humectation du sol est connue pour instaurer de la macroporosité dans le sol (Bengough and McKenzie 1997; Czarnes, Hallett et al. 2000). Un sol non travaillé et compacté est plus sensible à ce type de processus (Bronick and Lal 2005). Le sol de notre expérimentation, de type Andosol, est très exposé au phénomène de dessiccation en condition compactée (Dorel, Roger-Estrade et al. 2000). Nous pensons que ce processus est à l'origine de l'instauration du réseau de macroporosité avec une distribution homogène.

Pour le niveau 10-20, le taux d'exploration inférieur en ASD est dû à un nombre d'impacts plus faible, que nous avons expliqué par l'existence probable de racines peu ramifiées lors de notre analyse de la DRL.

3.1.3 Le diamètre racinaire

En plus d'un diamètre racinaire moyen supérieur relevé à trois dates au cours du cycle végétatif, ASD présente aussi une proportion de racines de diamètre supérieur à 0.5mm plus élevée que AI et que AST sur la majeure partie du cycle végétatif (pas de différence entre les traitements en début (M1) et en fin de cycle (M7)). Cela traduit un trait de réponse face à la compaction du sol, qui permet à la racine d'exercer une force de pénétration plus importante.

Comme nous l'avons indiqué au cours du premier chapitre, l'augmentation du diamètre des racines est un phénomène observé chez de nombreuses espèces en condition de sol compacté (Croser, Bengough et al. 2000; Qin, Stamp et al. 2005; Lipiec, Horn et al. 2012). Divers auteurs s'accordent pour dire qu'elle permet une augmentation du pouvoir pénétrant de la racine face à un sol compacté, la racine retrouvant un diamètre normal si les conditions de sol redeviennent favorables (Goss and Russell 1980; Croser, Bengough et al. 2000; Potocka, Szymanowska-PuBka et al. 2011). Là aussi, les racines de l'ananas montrent un comportement similaire à d'autres espèces en condition de sol compacté. Les variations observées, comme des diamètres équivalents à certaines périodes pour les trois traitements (c'est le cas en M3), peuvent avoir pour origine un retour à des conditions plus favorables en sol compacté (à titre d'exemple une humidification du sol suite à des épisodes pluvieux). Selon Sether et Karasev (2001), la teneur en eau doit être proche de la capacité au champ pour permettre la pénétration des racines dans un sol compacté. Ils soulignent que ce sont des conditions très rares (juste après la pluie).

La proportion plus importante de racines de diamètre supérieur à 0.5mm en ASD témoigne aussi d'une moindre ramification des racines. Cela va dans le sens de Glab (2008) qui mentionne une diminution de la proportion de racines de diamètre allant de 0.1 à 1 mm, et des racines plus épaisses en condition compactée sur la luzerne.

Nos données permettent aussi de remarquer une aptitude de l'ananas à émettre des racines de diamètre supérieur au moment de l'installation de début de cycle (M1), et cela indépendamment du traitement. Par la suite, on assiste à une diminution significative des diamètres pour le traitement en AI pour le reste du cycle alors que pour ASD et AST la diminution n'intervient qu'en M3. Deux hypothèses sont envisageables pour expliquer ce phénomène.

La première considère une caractéristique physiologique intrinsèque où le diamètre des premières racines est programmé génétiquement. Après l'émission de la racine, un feedback en rapport avec les conditions du sol permet un ajustement du diamètre (Ehrenfeld, Ravit et al. 2005). La deuxième considère les conditions de plantation. La trouaison et l'introduction du plant pouvant avoir occasionné une compaction localisée et temporaire au moment de la plantation provoquant par là même une augmentation des diamètres racinaires pour AI. Les deux hypothèses nous conduisent à constater une forte plasticité associée à un fort potentiel d'augmentation du diamètre des racines.

En début de la phase de floraison (M7), les diamètres racinaires ne se différencient pas entre traitements pour les différentes profondeurs. On peut penser qu'à ce stade la croissance racinaire est moindre et que la plante n'investit plus d'assimilats carbonés dans le système racinaire. Selon Carr (2012), il n'y a plus de croissance racinaire à partir de la floraison et la physiologie de la plante présentée par Malézieux et Cote (2003) va dans ce sens.

Contrairement aux deux autres traitements, le traitement AI montre une diminution du diamètre des racines avec la profondeur. Cette variation est certainement liée à la structuration du sol. Elle est à rapprocher de la diminution constatée de l'indice des vides en profondeur, traduisant des modifications du système poral pour ce traitement. La présence de pores de plus faible diamètre est à l'origine de la diminution du diamètre des racines. Pour ASD et AST, le maintien du diamètre des racines en profondeur indique la présence de porosités avec des dimensions en rapport. Il est probable que la structuration par les racines du *Stylosanthes* en soit à l'origine. Les racines de l'ananas empruntant préférentiellement les porosités créées par les racines du *Stylosanthes* pour croître en profondeur. Les profondeurs d'enracinement moyen sont d'ailleurs équivalentes entre les traitements. Ce comportement a déjà été décrit pour d'autres cultures avec un précédent plantes de couverture à enracinement profond (Williams and Weil 2004), et rejoint notre analyse précédente sur les DRL.

3.1.4 La RDT

Les valeurs de RDT sont plus élevées en sol non travaillé pour la profondeur 10-20 cm. Nous pensons que cela traduit une allocation préférentielle des ressources carbonées vers ces racines qui se trouvent dans des conditions plus favorables pour la captation des nutriments.

L'augmentation de la densité des tissus racinaires est généralement induite par des conditions du milieu jugées défavorables à la croissance des racines (Ryser 1996; Eissenstat, Wells et al. 2000). Elle est due à une augmentation du taux de matière sèche (Glab 2008). Le traitement ASD se trouve effectivement dans ces conditions, ce qui peut expliquer cette valeur de RDT.

On remarque pour AI et AST une diminution des valeurs de la RDT avec la profondeur, alors qu'elles sont stables pour ASD. Il est probable que pour ASD, en relation avec une DRL d'importance en profondeur, la plante investisse proportionnellement plus d'assimilats aux racines. A l'inverse, AI et AST ont plus de racines actives en surface, car le sol y est plus favorable, d'où une allocation préférentielle des assimilats vers ces racines. Les variations des proportions de diamètre racinaire témoignent de racines plus efficaces pour l'acquisition des ressources du sol à ce niveau pour ASD (plus de racines fines) à l'inverse de AI et de AST qui présentent de plus de grosses racines (Ryser and Eek 2000). La diminution des SRL accompagne généralement une augmentation de la capacité d'acquisition des racines (Ryser 2006). Nos données ne montrent pas une telle évolution et abondent dans le sens de la forte plasticité du système racinaire pour ce paramètre.

3.1.5 L'ancrage racinaire

Nos mesures montrent un ancrage supérieur des plants en sol non travaillé. Nous pensons qu'une densité des tissus racinaires plus importante associée à un sol compacté explique l'ancrage plus important des plants en ASD.

Selon Ennos (2000), les propriétés de la base du système racinaire (zone de jonction entre la tige et les racines) conditionnent la force d'ancrage plus que l'ensemble du système. Il peut s'agir du nombre de racines émises par la tige et de la résistance à la rupture des racines, considérés séparément ou ensemble. En lien avec les longueurs racinaires relevées, il est improbable qu'il y ait plus de racines émises des tiges en ASD. Des racines plus résistantes en ASD seraient à relier à une lignification plus importante. La RTD est un bon indicateur du niveau de lignification. Elle se révèle supérieure seulement pour le niveau 10-20cm, trop éloigné de la tige pour avoir une influence. Il est aussi possible que ces racines présentent de plus fortes densités de tissus depuis le point de sortie de la tige. Cela est probable, car plus on se rapproche de la tige, plus les racines sont âgées et plus elles sont riches en tissus. De plus, la teneur en matière sèche des plants en ASD est supérieure à AI. Cela indique un taux de matière sèche supérieur dans les racines pour ASD forcément en lien avec une densité de tissu plus élevée. La résistance à l'arrachage peut donc s'expliquer par des racines plus denses et donc plus solides.

Les interrelations entre structure du sol et systèmes racinaires sont certainement impliquées (Rich and Watt 2013). Goodman et Ennos (1999) mentionnent que la force d'ancrage est plus importante dans un sol compacté. ASD présente cette caractéristique de compacité supérieure comparé aux deux autres traitements.

L'architecture du système racinaire est présentée comme un des éléments déterminant de l'ancrage des plants (Ennos 2000), en particulier le taux de ramification latérale (Péret, De Rybel et al. 2009). Selon nos résultats, ASD se caractérise par des longueurs racinaires et un nombre d'impacts sur le profil plus faibles, comparé à AST et à AI, qui correspondent à un taux de ramification latérale plus faible. Ce n'est donc pas la ramification latérale qui est impliquée.

Cette caractéristique d'ancrage plus fort est favorable à la production de fruits car elle permet d'éviter les phénomènes de verse des plants, avec des effets sur le remplissage des fruits ainsi que sur la protection des fruits contre les « coups de soleil ».

Nos résultats démontrent clairement que face à un sol non travaillé, dans nos conditions expérimentales, les racines de l'ananas ont un comportement similaire à la plupart des autres espèces. Une plus faible DRL conjuguée à un diamètre racinaire moyen supérieur sur l'ensemble du cycle végétatif, en est la principale caractéristique et correspond aux effets les plus souvent relatés. Ils traduisent la difficulté pour la racine à pénétrer le sol compacté pour accroître sa longueur (Misra, Alston et al. 1988; Bengough and Young 1993).

3.2 La croissance et le développement végétatif de l'ananas

3.2.1 Le rythme d'émission des feuilles

Nos résultats montrent un nombre total supérieur de feuilles émises en condition de sol non travaillé (ASD) des plants au début de la phase de croissance végétative (M3 et M4). Cela témoigne du développement plus précoce des plants en sol non travaillé. Il est lié à un rythme d'initiation des feuilles plus important. Des conditions supérieures de températures ambiantes au niveau des plants peuvent expliquer ce comportement en sol non travaillé.

L'initiation des feuilles est sous dépendance de la température au niveau du méristème (Malezieux, Côte et al. 2003). Une équation (formule « $NLEAF = 18.125 \times \log_{10} T / 11.669$ », où $NLEAF$ représente le nombre de feuilles émises au cours d'un mois) établie par Shiroma (1972) au Japon, permet en effet de relier le rythme mensuel d'apparition des feuilles avec la température comme seule variable. Elle a été validée dans différentes conditions comme à Hawaii (Malezieux, Côte et al. 2003). Selon Malézieux et Côte (2003), une fonction du second degré est plus valide dans les conditions de la Côte d'Ivoire (faible variation diurne et forte température de l'air) et permet de mettre en évidence une température optimale de 26-27°C pour le rythme d'émission des feuilles. Il existe un modèle (ALPHA PINEAPPLE v. 2.1) qui permet de prédire le nombre de feuilles émises en fonction de la somme des températures journalières, avec des seuils de limite inférieure (16°C) et supérieure (35°C). Un phyllochrone de 50°C jour a été validé avec des données de Côte d'Ivoire et d'Hawaï par ce modèle (Zhang, Malezieux et al. 1997).

Par ailleurs, le stockage prolongé des plants avant la plantation peut laisser penser à une initiation foliaire plus importante après la plantation, en comparaison avec des plants fraîchement récoltés. En réalité, l'initiation des feuilles continue durant la phase de stockage, sans croissance conséquente pour une émission sensible. Cette dernière se produit après la plantation, à la reprise des plants (Py, Lacoëuilhe et al. 1991). Dans notre essai, les plants des différents traitements n'ont pas été stockés de manière différenciée. Des températures supérieures en ASD seraient donc à l'origine du niveau du rythme d'émission, conduisant dans le cas présent à un rythme d'initiation foliaire plus important. Nous pensons que les dispositifs de plantation (à plat pour ASD et sur billons pour AI et pour AST) peuvent expliquer une température différente entre les traitements. Ainsi, l'aménagement de billons, en augmentant la surface relative du sol (de près de 40% dans notre dispositif), diminue l'énergie reçue par unité de surface ; la température de surface du sol, et donc celle ambiante au niveau des plants, est de ce fait atténuée dans le dispositif en billon. De plus, on peut penser que l'aménagement en billon facilite la déperdition de chaleur par vaporisation d'eau en favorisant la circulation de l'air et en augmentant la surface de contact air/sol. Cela va dans le sens de Vogel (1994) qui, selon les résultats de nombreuses expérimentations, expose que les principaux défauts des billons résident dans l'augmentation des températures et l'assèchement rapide du sol. Par la suite, la croissance des feuilles et celle de la tige permettent respectivement une couverture du sol et une distanciation du méristème par rapport au sol, qui suppriment cette différence entre les traitements. Des modifications de la température du sol en lien avec le billonnage ont été rapportées par Kovar et Barber (1992). Ils ont relevé des températures inférieures entre les billons en début de cycle du maïs.

Cependant, la température moyenne de la parcelle était semblable au dispositif conventionnel. Dans notre sens, Tao et Sui (2013), dans une expérimentation toujours sur le maïs, ont montré que le dispositif de plantation sur billon diminuait l'incidence des fortes températures sur le rendement, en améliorant l'humidité du sol et la croissance des racines. En condition tempérée, les surfaces plantées sans travail du sol présentent généralement des températures inférieures par rapport à celles d'un sol travaillé, mais les modalités comparées sont à plat (Ojeniyi 1986; Khan 1996).

3.2.2 La croissance des plants

Le poids des plants en AI est supérieur, avec des nombres totaux de feuilles émises identiques en fin de période, comparés aux deux autres traitements. C'est donc une croissance supérieure des feuilles et de la tige des plants pour ce traitement qui est impliquée. Les conditions du sol liées à ce traitement sont plus favorables au prélèvement des ressources par les racines.

La croissance de la plante est liée à l'assimilation carbonée. Les caractéristiques physiologiques comme le métabolisme CAM (Cote, Andre et al. 1989) et morphologiques avec la disposition en rosette des feuilles en rapport avec le LAI (Cote, Folliot et al. 1993), déterminent le potentiel photosynthétique de l'ananas. Par ailleurs, l'assimilation du carbone est aussi conditionnée par une combinaison de facteurs d'ordre climatique, telle que la température, l'humidité de l'air, le rayonnement et les précipitations, mais aussi par la disponibilité en éléments minéraux (Malezieux, Cote et al. 2003) ; ce dernier élément étant étroitement dépendant du précédent. Ces facteurs peuvent être transcrits par un « *index environnemental de productivité (EPI)* » (Nobel 1991). Le poids des feuilles peut représenter près de 90 % du poids frais des parties aériennes pour le cultivar 'Cayenne lisse' (Py 1959). Des variations existent entre cultivars mais paraissent faibles (Bartholomew, Paull et al. 2003).

Au niveau de notre dispositif expérimental, nous pouvons considérer les facteurs climatiques précités comme homogènes (unité de lieu et de temps). Pour ce qui est de la disponibilité des éléments minéraux, les apports ont été réalisés à un niveau et à une fréquence suffisants pour assurer un confort nutritionnel aux plantes. De plus, les analyses de sol ont montré une absence de différence pour les teneurs en minéraux des parcelles au moment de la plantation.

3.2.3 Les teneurs en matière sèche et en minéraux

Dans notre essai, le traitement ASD, montre une teneur en matière sèche (MS) supérieure à AI, AST présentant une valeur intermédiaire. Cette teneur plus élevée en MS, traduit une moindre disponibilité en eau pour l'ananas en condition de sol non travaillé.

Une teneur supérieure en MS traduit généralement une teneur moindre en eau des tissus et correspond à une densité plus importante des tissus (Shipley and Vu 2002). Elle peut être la réponse à des conditions de stress liées au manque d'eau ou de nutriments (Cunningham, Summerhayes et al. 1999). La teneur en MS des feuilles est par exemple liée à la disponibilité en eau et au pH du sol (Gutierrez-Giron and Gavilan 2013).

Sur l'ananas, des mesures sur la répartition de la MS durant la phase de croissance, attribuent 87% aux feuilles et 13% à la tige (Zhang and Bartholomew 1995). Les variations observées sont donc probablement liées plus à des différences entre les MS des feuilles qu'entre les MS des tiges. La teneur en MS des feuilles étant un des déterminants de la surface de feuille spécifique (SLA), cela amène à considérer des valeurs de SLA supérieures en ASD (Hodgson, Montserrat-Martí et al. 2011). Chez la plupart des espèces herbacées, la SLA diminue avec le stress hydrique (Galmés, Cifre et al. 2005). De manière paradoxale, les conditions inhérentes à la parcelle en ASD (sol compacté, disponibilité en eau plus faible en surface) induisent une augmentation de la SLA. Il semble que pour l'ananas le stress hydrique ait des effets sur le métabolisme, conduisant à un comportement de type conservation par augmentation de la MS dans les feuilles (Wilson, Thompson et al. 1999), comme cela a été remarqué pour des espèces ligneuses (Castro-Díez, Puyravaud et al. 2000; Galmés, Cifre et al. 2005). Ce type comportement est donc probable en ASD.

Cependant, les feuilles de l'ananas possèdent des tissus pour stocker l'eau et l'épaisseur de la feuille peut varier du simple au double en fonction de l'eau contenue dans ces tissus (Coppens d'Eeckenbrugge and Leal 2003). Cela laisse supposer des possibles variations sur la teneur en MS mesurée en fonction de l'état hydrique de la plante au moment de l'échantillonnage. Ainsi, la valeur de la teneur en MS pour ASD avec les tissus aquifères vides pourra se révéler plus importante que pour AI avec les tissus aquifères remplis.

3.2.4 Les teneurs en minéraux

Les données d'analyse de teneur en minéraux de la matière sèche révèlent une teneur en potassium supérieure pour AST comparé à ASD, AI présentant une situation intermédiaire. La teneur supérieure en potassium est liée à une disponibilité plus importante pour cet élément dans le traitement AST. Le précédent *Stylosanthes* est responsable d'un enrichissement en potassium de l'horizon de surface par un recyclage de cet élément capté en profondeur. L'ananas en sol non travaillé n'a pas pu bénéficier de cet apport à cause d'une DRL plus faible en surface.

Une teneur supérieure dans la matière sèche indique une disponibilité accrue en potassium pour les plants en AST (Teixeira, Quaggio et al. 2011). Les données sur les teneurs du sol en cet élément avant la plantation ne montrent pas de différence entre les traitements et ne peuvent expliquer ce phénomène. La disponibilité de cet élément est donc intervenue après la plantation. Nous pensons que le précédent *Stylosanthes* est à l'origine de cet « enrichissement » en potassium. Comme cela a été rapporté dans la littérature, le *Stylosanthes*, grâce à un enracinement profond (Hartmann, Poss et al. 2008), est capable de capter les minéraux en profondeur pour les recycler en surface (Ricaurte, ZhiPing et al. 2000; Jobbágy and Jackson 2001). Comment alors expliquer que l'on n'ait pas les mêmes effets en ASD où il y avait aussi du *Stylosanthes* ? Le potassium est un élément présent sous forme d'ion dans les cellules de la plante. Une dégradation de la matière organique n'est pas nécessaire à sa libération dans le sol. Il est donc rapidement accessible à la surface du sol, pour les racines présentes (Rosolem, Calonago et al. 2005). Comme pour tous les éléments présents dans le sol, la quantité de potassium captée par la plante sera

proportionnelle à sa DRL (Ho, McCannon et al. 2004) . Dans notre essai, la matière végétale a été laissée à la surface du sol après la destruction des plants de *Stylosanthes*. Cela a eu pour conséquence une libération du potassium à la surface. Les plants en ASD, présentant une DRL plus faible en surface, n'ont pas pu capter autant de potassium qu'en AST.

Par ailleurs, le potassium et l'azote sont les principaux éléments fertilisants qui conditionnent le rendement et la qualité des fruits (Bartholomew, Malezieux et al. 2003). Selon Spironello et Quaggio (2004), le rendement en fruit est fortement lié à la teneur en potassium de la feuille. Veloso et Oeiras (2001) rapportent une augmentation de la grosseur du fruit avec des apports supérieurs en potassium.

Nos résultats montrent que la teneur en potassium des plants est supérieure en AST. Pourtant on ne constate pas de poids de plants ou de fruits supérieurs comparativement aux deux autres traitements. Qu'elles en sont les causes probables ?

La fertilisation en potassium se fait en lien avec celle de l'azote. Un certain équilibre doit être respecté avec un rapport de K/N qui doit être proche de 2. A défaut, il existe un risque d'avoir des incidences sur la qualité des fruits pouvant être causées par un excès relatif d'azote (Py, Lacoëuilhe et al. 1991). La disponibilité en azote conditionne les besoins en potassium et la croissance de la plante par l'azote amène une immobilisation du potassium dans les feuilles (Py, Lacoëuilhe et al. 1991). L'azote améliore ainsi l'utilisation du potassium (Obiefuna, Majumder et al. 1987). Les quantités apportées dépendent des cultivars, du niveau d'intensification de la culture et de la destination de la production (commercialisation en frais ou transformation). Elles sont de l'ordre de 10g en moyenne par pied pour des poids de fruit proches de 2 kg pour le cultivar 'Cayenne lisse' (Py, Lacoëuilhe et al. 1991). Pour le cultivar 'Kew' planté à 50 000 pieds/ha, une dose pouvant atteindre 16g par pied, en condition non irriguée, est mentionnée (Singh, Dass et al. 1977).

Dans notre expérimentation la dose d'azote est de 6.76g par plant avec un apport en potassium de 15,80g par plant. Nous pensons que la quantité d'azote apportée a été insuffisante pour l'utilisation du surplus de potassium en AST afin de favoriser la croissance des plants. Cette limitation en azote conduit probablement à une consommation de luxe du potassium, qui ne se traduit pas par une meilleure croissance du plant ou l'obtention d'un fruit plus gros. Ce type de comportement est relaté par Py et Lacoëuilhe (1991).

La comparaison des teneurs des plants en azote, en potassium et en phosphore pour les traitements AI et ASD démontre un équilibre dans les capacités d'absorption et d'assimilation pour ces éléments, malgré les disparités relevées au niveau des DRL. Nous pensons que les particularités morphologiques et physiologiques de l'ananas, combinées à nos modalités de fertilisation permettent aux plants en ASD de compenser leur faible DRL en surface. La disposition des feuilles en rosette qui permet de diriger l'eau vers la base du plant, la présence de racines adventives à l'aisselle des feuilles et la possibilité pour ces racines de capter les éléments fertilisants (Bartholomew, Paull et al. 2003) sont principalement impliquées. La fertilisation ayant été apportée sous forme liquide par pulvérisation sur le feuillage, l'alimentation minérale par les racines adventives a été

favorisée. Il est probable que le recours à des apports sous forme solide aurait impacté de manière défavorable le développement des plants en ASD.

Comme Tylor et Brar (1991), nous constatons que même si la compaction altère le développement du système racinaire, la croissance de la plante demeure normale, indiquant par-là que les racines sont capables de capter suffisamment d'eau et de nutriments. En est-il de même pour le rendement et la qualité des fruits ?

3.3 Le rendement et la qualité du fruit

3.3.1 Le rendement

Nos résultats ne montrent pas de différence de rendement en fruits entre les différents traitements et cela malgré un poids des plants plus faible en ASD comparé à AI (AST présentant une situation intermédiaire) et, un poids de feuille D plus faible comparé à AI et à AST. L'allocation des assimilats carbonés vers les fruits est donc différente selon les traitements. La faible durée du cycle de culture amène probablement à un poids de tige similaire entre les traitements qui conditionne le nombre d'yeux par fruit (semblable entre traitements) et explique les rendements identiques.

Une forte proportionnalité entre le poids du plant et de la feuille D (déterminant du potentiel photosynthétique) avec le poids du fruit a été démontrée dans la plupart des conditions de culture et pour de nombreux cultivars (Py, Lacoëuilhe et al. 1991; Malezieux 1993; Zhang and Bartholomew 1995; Bartholomew, Paull et al. 2003). Il faut cependant noter que cette relation est présentée comme complexe et ne permet pas toujours une prédiction très fiable (Malezieux 1993; Bartholomew, Malezieux et al. 2003). Une telle relation existe aussi pour le diamètre du pédoncule, avec un degré moindre de précision (Linford 1933; Bartholomew, Malezieux et al. 2003). Ce dernier se révèle aussi plus important en AI, comparé à ASD. Au regard de ces éléments, on aurait dû avoir des fruits corrélativement plus lourds en AI. Nos résultats impliquent (i) soit une production moindre ou équivalente d'assimilats carbonés en AI et donc un rendement photosynthétique plus faible comparé à ASD, (ii) soit une production plus importante comme attendue, mais avec une allocation différenciée des assimilats carbonés vers d'autres organes que le fruit.

Un des facteurs principaux pouvant affecter la production d'assimilats est la ressource en eau. En effet, l'assimilation du CO₂ est fortement dépendante de la disponibilité en eau de la culture (Zhu, Bartholomew et al. 2005). Des périodes sèches marquées ont des effets notables sur la fructification au moment de la floraison (nombre d'yeux initiés) et sur le remplissage des fruits. Par exemple, Bartholomew et Malézieux, rapportent une diminution de 17% du poids des fruits lorsque seulement 80% des besoins en eau sont satisfaits (Bartholomew, Malezieux et al. 2003). D'autres effets sont aussi mentionnés, tel que la diminution du poids sec de tous les organes (Chapman, Glennie et al. 1983) et le flétrissement du pédoncule, pouvant aboutir à la chute du fruit (Swete Kelly and Bartholomew 1993; Bartholomew, Malezieux et al. 2003). Les modalités de travail du sol en AI et les données de croissance rendent peu probable un déficit hydrique comparé aux deux autres traitements. Une production moindre d'assimilats carbonés par manque d'eau est

donc à exclure. Des facteurs comme la densité de plantation, la disponibilité en éléments minéraux et l'ensoleillement peuvent aussi intervenir (Py, Lacoëuilhe et al. 1991; Bartholomew, Paull et al. 2003). Mais ces facteurs sont identiques entre les traitements.

Le poids du fruit est déterminé par le nombre et par le poids des yeux (Okimoto 1948; Py, Lacoëuilhe et al. 1991; Bartholomew, Malezieux et al. 2003). Dans notre expérimentation, le nombre et le poids des yeux sont semblables entre traitements. Cela suppose l'allocation de quantités d'assimilats carbonés similaires vers les fruits entre les différents traitements. Si les plants en AI ont produit des assimilats en quantité supérieure, vers quel organes ont été dirigés ces assimilats, et pourquoi une telle allocation au détriment du remplissage du fruit ?

Des variations sur les allocations d'assimilats ont été notées dans diverses conditions. On a pu observer une allocation préférentielle des assimilats vers le fruit au détriment de la tige quand la densité de plantation augmente (Zhang and Bartholomew 1995). Selon le même processus, la production de rejets a été retardée pour des plants de faible taille ou pour des densités de plantation élevées (Bartholomew, Malezieux et al. 2003). Ces données indiquent qu'il existe deux possibilités d'allocation des ressources durant la phase de fructification, soit vers le fruit soit vers les rejets, avec un processus de régulation de la répartition des assimilats entre ces organes. Elles permettent aussi de remarquer que l'allocation des assimilats se fait prioritairement vers le fruit en conditions défavorables.

Dans notre expérimentation, AI avec un poids de rejets supérieur à ASD et à AST, un nombre supérieur de rejets comparé à AST (ASD présentant un nombre intermédiaire) et un poids de couronne plus élevé, révèle une allocation plus forte d'assimilats vers ces organes végétatifs. Comme Bartholomew et Malézieux (2003), nous pensons que la quantité d'assimilats produit par les feuilles est trop importante par rapport à la demande des fruits en AI, ce qui provoque une allocation du surplus vers les rejets et la couronne. A l'inverse, les plants en ASD et en AST, dans une moindre mesure, ont moins de surplus par rapport à leur potentiel photosynthétique (*i.e.* poids des plants plus faibles) pour des demandes des fruits en assimilats équivalentes à AI. En définitive, il reste moins d'assimilats carbonés disponibles pour les rejets et la couronne du fruit, d'où des croissances moindres.

Selon Malézieux (1993), le stockage des assimilats au niveau de la tige au moment de l'induction florale semble augmenter avec le poids et l'âge du plant. Il mentionne aussi une utilisation possible de ce stock pour le remplissage du fruit. Au-delà, nous pensons que l'âge des plants en lien avec le niveau de stockage des assimilats au niveau de la tige au moment de l'induction florale conditionne le nombre d'yeux formés déterminant par là-même la demande en assimilats carbonés. Suivant notre raisonnement, un nombre d'yeux équivalent entre les traitements signifie des poids de tiges équivalents. Dans notre essai, nous observons pourtant un poids des plants supérieur en AI. Il est probable que ce surplus de poids soit dû à des feuilles plus développées en AI, mais que le poids des tiges soit équivalent entre les différents traitements. Le poids supérieur de la feuille D et une teneur en matière sèche inférieure des plants en AI comparativement à ASD va dans ce sens.

Dans le sens de notre raisonnement, Hana et Ahmad (2004), dans un essai de fertilisation sur le cultivar 'Josapine', montrent que le poids du fruit est fortement corrélé à celui de la tige (exprimé en matière fraîche ou en matière sèche, avec des coefficients de corrélation R^2 de 0.904 et de 0.855 fortement significatifs). Un poids de tige équivalent entre les traitements expliquerait donc des poids de fruits similaires malgré des poids de plants différents. Par ailleurs, l'induction florale est survenue à un stade où les plants étaient jeunes (7 mois, comparés à plus de 10 mois en condition de culture courante) et où la production de feuilles est privilégiée par rapport à une accumulation dans la tige (Hepton, Ingamells et al. 1993), ce qui laisse supposer des poids de tiges relativement faibles. De plus, le nombre total de feuilles émises au stade floraison se révèle aussi très faible et confirme l'état juvénile des plants. Ainsi, Coppens et Leal (2003), mentionnent un nombre total de feuilles compris entre 40 et 80 pour la plupart des cultivars.

Il existe peu de références sur la culture de l'ananas 'bouteille' et ses rendements. Toutefois, des études ont été conduites par le CIRAD à la demande des producteurs pour établir un itinéraire technique de référence (Touron, Fournier et al. 2000). Ce document mentionne un rendement moyen de 1.2kg de fruit par pied, pour une densité de 45500 pieds/ha sur un cycle de production de 16 mois. Dans notre expérimentation, le poids moyen des fruits est de 1kg/pied avec une densité de 55000 pieds/ha pour un cycle de 13 mois. Les productivités par mois et par pied sont assez proches (75g pour la référence et 77g pour notre essai) et suggèrent un fonctionnement normal des plants dans nos conditions de traitement.

Un cycle végétatif plus long aurait certainement amené à des tiges plus grosses et, corollairement, à des poids de fruits plus importants, mais aussi à une différenciation plus nette entre les traitements. AI, avec une masse foliaire plus importante, montre en effet un potentiel de production plus élevé.

Une seule référence a été trouvée sur la culture de l'ananas en condition de sol non travaillé comparé à un travail intensif du sol (Model and Sander 1999). A l'opposé de nos résultats, la production de fruit a été fortement affectée, avec une baisse de près de 50% du rendement à l'hectare.

3.3.2 La qualité du fruit

Nos résultats ne montrent pas de différence de teneur en sucre et d'acidité entre les fruits pour les différents traitements. La qualité du fruit étant fortement liée à la disponibilité en éléments minéraux et particulièrement, à celles de l'azote et du potassium (Singh and Vijai 2004; Spironello, Quaggio et al. 2004) et à leur équilibre, on peut considérer que les traitements n'ont pas amené de variations sur l'acquisition et l'assimilation des minéraux pouvant influencer la qualité du fruit.

Le taux de potassium supérieur relevé dans la matière sèche des plants en AST n'a pas de conséquence sur l'acidité ou la teneur en sucre. Les résultats relevés dans la littérature divergent sur l'effet du potassium. Ainsi, l'augmentation de l'apport de potassium est réputée avoir des effets sur une augmentation de l'acidité (Su 1958; Tay, Wee et al.

1968; Tisseau and Tisseau 1971; Tay 1972; Selamat and Ramlah 1993), ou avoir des effets opposés (Veloso, Oeiras et al. 2001), voir aucun effet (Razzaque and Mohamed Musa Hanafi 2001). La forme des apports, sulfate, nitrate ou chlorure, impacte aussi l'acidité du fruit. Le potassium, apporté sous forme de chlorure, montre le plus fort effet acidifiant (Marchal, Pinon et al. 1981) mais a un effet dépressif sur le poids du fruit (Samuels and Gandia-Diaz 1960). Des données récentes de physiologie du fruit montrent que l'acidité du fruit est effectivement liée au potassium dans le fruit (Saradhulhat and Paull 2007). Pour autant, ces éléments ne nous permettent pas de nous prononcer sur les causes d'une acidité totale supérieure relevée à la base des fruits en ASD.

3.4 Caractérisation de la structure du sol en fin de jachère et à la fin de la phase végétative de l'ananas

Les résultats montrent des diminutions significatives de K pour tous les traitements au cours de la période de présence de la plante de service. Ces diminutions traduisent des modifications dans la structure du sol, aboutissant à l'instauration de conditions moins favorables à la dynamique de l'eau pour tous les traitements. Une compaction accrue du sol amène généralement à la diminution de K (Håkansson and Medvedev 1995; Lipiec and Hatano 2003). Notre discussion porte sur l'analyse des éléments qui sont susceptibles d'avoir agi sur la structuration du sol, et conduit à cette évolution de K dans notre expérimentation.

Nous avons également observé que l'indice des vides, la conductivité hydraulique (K), la porosité fonctionnelle (λ_m) ainsi que la répartition suivant la morphologie et la taille des pores, sont modifiés en lien avec le traitement considéré.

3.4.1 Evolution de K dans le traitement SD

K de SD diminue entre avril 2010 et mai 2012 alors que l'on observe une augmentation de λ_m (le rayon moyen est deux fois plus élevé) pour les potentiels de -0.6 kPa à - 0.3 kPa. De plus, les variations dans la répartition morphologique et dans la taille des pores vont dans le sens d'une amélioration de K. La diminution de K pourrait être expliquée par les interventions mécanisées pour effectuer le semis de la plante de service sur la parcelle. Ainsi, les deux passages du semoir ont pu altérer la conductivité des pores en surface. Cette dégradation de la structure, localisée en surface, n'a pas permis de mesurer les effets probables d'une amélioration de K par l'effet des racines de la plante de service sur la structure du sol. Ainsi, on constate une augmentation des porosités de types T2, F2 et F3, conjuguée à une diminution des porosités de types A2 et A3 comparativement à l'état initial.

Deux phénomènes peuvent expliquer cette diminution de K malgré une augmentation de λ_m : une diminution du nombre de pores et / ou une diminution de leur connectivité entre ces deux dates. Nos résultats montrent un indice des vides plus fort en fin de période pour la couche de 0 à 5 cm de profondeur. Or, une telle évolution implique une augmentation de la porosité pour cette couche. Il est possible que l'augmentation de λ_m soit à l'origine de l'augmentation de (e). Les augmentations de (e) et de λ_m pour les potentiels

de -0.6 kPa à - 0.3 kPa, peuvent être liées aux effets des racines du *Stylosanthes guianensis* sur la structuration du sol. Ainsi, la forte proportion de racines contenue dans la couche supérieure du sol - selon Grégory (2006) en moyenne 30 % de la masse racinaire est localisé dans les 10 premiers cm - est connue pour amplifier les phénomènes de fissuration par dessèchement et par pénétration (Dexter 1991; Materechera, Dexter et al. 1991). Carof (2007) rapporte un effet similaire d'augmentation de λ_m en surface par l'activité des racines de légumineuses, en condition de sol non travaillé. Cela concorde avec le fait que l'on ne retrouve pas cet effet dans le traitement ST où le *Stylosanthes guianensis* est aussi présent. Ce serait la combinaison *Stylosanthes guianensis* avec un sol non travaillé qui permettrait ce type de structuration porale. De plus, la porosité n'a pas diminué et, on constate une augmentation des porosités de types T2, F2 et F3, conjuguée à une diminution des porosités de types A2 et A3 comparativement à l'état initial. Ces types de porosités ont été instaurés par les racines du *Stylosanthes guianensis*. Suivant le même raisonnement que pour Ja (effet de l'augmentation de la porosité tubulaire et fissurale), la conductivité hydraulique devrait se trouver améliorée par rapport à l'état initial.

Compte tenu de ces éléments, il est peu probable que ce soit une diminution du nombre de pores qui provoque cette réduction de K. Par conséquent, nous pensons que c'est une diminution de la connectivité des pores qui en est à l'origine.

Pour mettre en place le traitement en SD, nous avons utilisé à deux reprises un semoir tracté : au mois de mai 2010 pour semer le *Stylosanthes Hamata* et au mois de mai 2011 pour semer le *Stylosanthes guianensis*. Le semoir est constitué de doubles disques tranchants, permettant l'ouverture du sol sur près de 5 cm de profondeur pour réaliser la ligne de semis. La distance entre les disques détermine la distance entre les lignes de semis, qui est de 30 cm dans notre traitement. Les deux passages effectués à 12 mois d'intervalle, ont certainement eu un effet sur la structuration du sol en surface, comparable à un travail du sol. L'amélioration en partie (pour prendre en considération l'effet possible des racines) de l'indice des vides en surface (0-5cm) et la diminution de la conductivité hydrique sont dues aux effets du semoir. Le semoir a créé une discontinuité entre le réseau poral de surface (0-5cm) et le réseau poral sous-jacent, expliquant la diminution de K. Des résultats d'études de K en condition de sol travaillé, présentés par Logsdon (1993) et par Azooz (1996), vont dans le sens de notre analyse.

3.4.2 Evolution de K dans le traitement Ja

On observe dans le traitement une diminution de K entre le début de l'essai et la fin de la période de jachère alors que les valeurs de (e) demeurent équivalentes aux données initiales. La diminution de K pourrait être expliquée par les interventions culturales sur la parcelle. En effet, les passages périodiques de tracteur pour la fauche de la végétation ont probablement entraîné une dégradation superficielle de la structure du sol. Cette dégradation de la structure localisée en surface n'a pas eu d'effet sur les mesures de (e) effectuées dans la masse du matériau sur des monolithes de sol de 5 cm d'épaisseur. Les variations dans la répartition morphologique et dans la taille des pores vont dans le sens d'une amélioration, voire au moins, d'un maintien de K. C'est ainsi que l'on constate une

augmentation des porosités de types T2, F2 et F3, conjuguée à une diminution des porosités de types A2 et A3 comparativement à l'état initial.

La formation des porosités qui présentent une forme tubulaire est d'origine biogénique. Elle peut donc être liée à l'action de la faune du sol (Blanchart, Lavelle et al. 1997; Lavelle, Decaëns et al. 2006) et à celle des racines (Cresswell and Kirkegaard 1995; Ball, Bingham et al. 2005; Calonego and Rosolem 2010). Nos mesures sur les populations des ingénieurs du sol ne laissent pas présumer d'une activité pouvant avoir des effets sur la structuration. Il est donc probable que l'instauration de porosités tubulaires soit due à l'activité des racines. En lien, l'augmentation concomitante des porosités fissurales (F2 et F3) renforce cette approche, car elle peut être reliée à l'action d'assèchement des racines qui, associée aux cycles d'humectation et de dessèchement, provoque la formation de fissures (Dexter 1991; Materechera, Dexter et al. 1991; Gregory 2006).

L'augmentation de la proportion des pores de taille moyenne (0.08 mm à 0.4mm pour T2 et F2) et de grande taille (>0.4mm pour F3) est reconnue pour avoir un effet important sur l'amélioration de la conductivité hydraulique. Selon Lin et al (1996), seulement 10% des macropores et des mésopores conditionnent 89% du flux hydrique total. Dans notre essai, la proportion de pores tubulaires (F2) a triplé par rapport à l'état initial. Or, Lipiec et Hatano (2003) précisent que, suivant la loi de Poiseuille, le flux hydrique dans les pores tubulaires est proportionnel au carré du diamètre des pores. Cette répartition de la porosité, avec proportionnellement plus de pores tubulaires et fissuraux, et moins de pores d'assemblage auraient donc du conduire à une amélioration sensible de K.

Par ailleurs, cette diminution de K nous paraît aussi en contradiction avec une augmentation généralement attendue sous une jachère naturelle, installée depuis plusieurs années. Dans de telles conditions, les effets du climat (Rajaram and Erbach 1999; Boizard, Yoon et al. 2013) et l'activité des racines (Czarnes, Hallett et al. 2000), conjugués à celle la macrofaune (Bottinelli, Henry-des-Tureaux et al. 2010) amènent généralement à une amélioration de K. Pour ce qui a trait à la macrofaune, les données relatives aux ingénieurs du sol ne montrent pas d'évolution favorable pouvant avoir un effet sur la structuration du sol. De plus, l'absence de vers de terre caractérise une situation dégradée du sol (Freschi, Nievola et al. 2009) et apparaît paradoxale en condition de sol non travaillé (EHLERS 1975; Rasmussen 1999; López-García, Hernández et al. 2012).

Bien que la structure et les fonctions des porosités tubulaires soient reconnues comme assez stables par rapport à des forces de compression verticale (Alakukku 1996), nous pensons que les modalités d'entretien de Ja peuvent expliquer la diminution de K. Ainsi, la fauche régulière des parcelles en Ja (en moyenne tous les deux mois entre avril 2010 et mai 2012), au moyen d'un microtracteur, a pu provoquer une altération de la conductivité hydraulique au niveau superficiel (Pagliai, Marsili et al. 2003). De plus, en lien avec des précipitations abondantes (3500 mm/an) et fréquentes dans la zone, les conditions hydriques du sol sont fréquemment propices à la compaction par roulage (Hamza and Anderson 2005) pouvant limiter la continuité des pores (Weisskopf 2000). Cela est en accord avec les phénomènes de compaction et leurs effets fréquemment décrits liés à l'utilisation

d'outils sur les parcelles (BOIFFIN, PAPY et al. 1988; Soane and Ouwerkerk 1994; Richard, Boizard et al. 1999). La caractéristique de superficialité supposée du compactage peut expliquer qu'il n'y ait pas de diminution de (e) et de modification de λ_m durant la période ; la végétation en place pouvant avoir eu un rôle tampon efficace (Hoorman, Sá et al. 2011). La diminution progressive de K dans le temps, avec des amplitudes similaires pour tous les potentiels mesurés, traduit les effets d'une action homogène. Cela est peu compatible avec une activité d'origine naturelle qui, selon nous, induirait une hétérogénéité des effets sur K . Par ailleurs, cette compaction superficielle et entretenue, instaure des conditions défavorables, certainement impliquées dans l'absence observée de vers de terre.

3.4.3 Evolution de k dans le traitement ST

Dans notre expérimentation, ST (*i.e.* sol travaillé avec couverture de *Stylosanthes*) montre aussi une diminution de K et, par conséquent, une altération de la conductivité hydraulique entre avril 2010 et mai 2012. Les effets du travail du sol sont toujours sensibles pour certains paramètres, comme la proportion supérieure de porosité totale par rapport à l'état initial de 2010 et un indice des vides plus élevé par rapport à SD et à Ja en 2012. Le travail du sol détruit certaines macroporosités et en instaure d'autres avec des structures plus vulnérables aux effets de compaction liés aux pluies et à la gravité et, avec une connectivité plus faible.

La courbe de K présente une allure contrastée en juin 2011. La mesure de K en début d'expérimentation, *i.e.* effectuée avant le travail du sol, ne permet pas de connaître l'effet initial du labour. Néanmoins, les données récoltées en juin 2011, laissent à penser à une augmentation pour les potentiels inférieurs à -0.3kPa et à une diminution pour ceux supérieurs à -0.3kPa après le labour (-0.3kPa représente le point d'intersection pour les valeurs de K en 2010 et en 2011). Ces résultats impliquent, (i) pour les potentiels les plus faibles, soit une augmentation du rayon des pores, soit une augmentation de leur connectivité ou les deux à la fois, (ii) pour les potentiels les plus élevés, soit une diminution du rayon des pores, soit une diminution de leur connectivité ou les deux à la fois.

Pour les potentiels allant de -1 kPa à -0.6 kPa , le rayon moyen des pores fonctionnels ne varie pas, tandis que pour les potentiels allant de -0.6 kPa à -0.3 kPa une diminution significative est observée. L'augmentation de K serait donc à relier à une augmentation de la connectivité des pores fonctionnels pour ces tranches de potentiel. Cette structuration plus favorable induite par le travail du sol a été observée par Messing et Jarvis (1993), Kribaa et al. (2001) et Carof (2007), pour des gammes de potentiels proches. S'agissant des potentiels allant de -0.3 kPa à -0.1 kPa , le rayon moyen des pores fonctionnels diminue et peut donc expliquer la réduction de K . Le travail du sol est certainement impliqué dans la destruction des macropores présentant ces rayons. C'est un effet fréquemment rapporté par certains auteurs qui souligne la plus forte vulnérabilité des macropores face au travail du sol et explique la diminution de K pour ces potentiels (Greenland and Pereira 1977; Kay 1990; Roseberg and McCoy 1992).

Entre avril 2010 et mai 2012, une diminution de la conductivité hydraulique est notée pour tous les potentiels mesurés. L'effet du labour, observé en juin 2011 sur K , s'est donc

estompé. Suivant nos résultats, cette diminution de K est liée à une diminution des rayons moyens des pores fonctionnels pour les potentiels supérieurs à -0.6kPa . L'explication apportée précédemment, à savoir une possible déstructuration par le labour, reste donc valable. Mais, pour les potentiels inférieurs à -0.6kPa , il n'y a pas de réduction du rayon moyen des pores. Cela implique que le nombre de pores fonctionnels de cette dimension a diminué. Dans notre analyse portant sur l'augmentation de K en juin 2011 pour les potentiels correspondants, nous avons attribué aux effets du labour une probable augmentation du nombre de pores fonctionnels. Ces types de porosité sont généralement connus pour avoir une faible longévité face aux phénomènes de battance (Bajracharya and Lal 1999) et de tassement par gravité (Messing and Jarvis 1993; Pagliai, Vignozzi et al. 2004), ce qui peut expliquer cette diminution de K dans le temps (Kribaa, Hallaire et al. 2001).

L'indice des vides plus important pour ST en 2012 aurait dû amener à avoir une conductivité hydraulique supérieure, comparativement à Ja et à SD. Les augmentations de (e) sont à relier aux effets du labour (Haynes 1980), qui induisent une structuration essentiellement constituée de macropores (Pagliai, La Marca et al. 1984) de diamètre supérieur à $150\mu\text{m}$ (Bhattacharyya, Prakash et al. 2006). Cependant, nous remarquons que les caractéristiques de distribution de la porosité suivant les formes et les tailles, ne varient pas entre traitements en 2012. Cela nous amène à constater que les modifications provoquées par le travail du sol, sur la structure (répartition des pores selon leur taille et leur forme) et la conductivité hydraulique, se sont estompées après deux ans.

Par ailleurs, un indice des vides supérieur, ne se traduisant pas par une augmentation de K, met en évidence l'existence de porosités non connectées en ST. C'est là aussi, un des effets probables du travail du sol qui serait plus spécifiquement associé à l'utilisation de la rotobèche (possible effet d'un mélange rapide des agrégats qui crée des vides). L'absence de vers de terre en 2012 est aussi à relier aux effets connus du travail du sol sur la macrofaune, qui amènent une destruction des organismes les plus gros (Kladivko 2001).

3.4.4 Indices des vides du sol en fin de la phase végétative de l'ananas

Nos données révèlent des indices des vides du sol plus forts en AI, pour les 20 premiers centimètres de profondeur comparé à ASD et pour les 10 premiers centimètres, comparé à AST. Cela traduit une porosité plus importante que l'on peut attribuer au travail mécanique du sol.

Cet effet du travail du sol sur la porosité est largement reporté (Pagliai, La Marca et al. 1984; Benjamin 1993; Lipiec, Kuś et al. 2006). L'augmentation de la macroporosité est le plus souvent observée (Azooz, Arshad et al. 1996), mais diminue dans le temps (Arshad, Franzluebbers et al. 1999; Daraghmeh, Jensen et al. 2009) et, son importance dépend de l'outil utilisé pour le travail du sol (Kribaa, Hallaire et al. 2001). Le traitement AST, avec un indice des vides intermédiaire, présente effectivement cette diminution avec le temps (travail du sol réalisé en 2010).

Par ailleurs, les indices des vides relevés à partir du niveau 20-30 cm sont équivalents entre les traitements. Or, le sol trouvé à cette profondeur correspond au sol se trouvant à la

surface après le passage de la rotobèche en AI et en AST (profondeur de travail de la rotobèche de 40cm en moyenne). Le billonnage a eu pour effet de ramener 20cm de hauteur de sol sur le niveau initialement travaillé. Les effets du travail du sol à ce niveau ont donc été effacés dans le temps. L'équivalence entre les indices d'ASD et de AST pour le niveau 10-20 cm confirme cette évolution, le travail du sol en AST étant plus ancien qu'en AI. On retrouve ici un des aspects fréquemment mentionné et reproché au travail du sol : Celui d'avoir un effet bénéfique sur la structure limité dans le temps (Arshad, Franzluebbers et al. 1999; Vakali, Zaller et al. 2011).

Les principales caractéristiques liées à un indice des vides plus fort, après un travail du sol, sont généralement une diminution de la densité apparente, une diminution de la résistance à la pénétration des racines et une augmentation de la conductivité hydrique (Carof, De Tourdonnet et al. 2007; Martínez, Fuentes et al. 2008; Strudley, Green et al. 2008; Valentine, Hallett et al. 2012; Schjonning and Thomsen 2013). A l'inverse, un sol non travaillé présente des conditions adverses, où l'on observe des croissances et des développements racinaires limités qui se soldent par une croissance et des rendements amoindris pour la plupart des espèces cultivées (Logsdon, Reneau et al. 1987; Chaudhary, Khera et al. 1991; Holloway and Dexter 1991; Andersen, Munkholm et al. 2013).

Peu de références ont été trouvées sur les caractéristiques des racines de l'ananas en relation avec les conditions du sol ou du milieu plus généralement. Dans une étude bibliographique récente sur les besoins en eau de l'ananas, Carr (2012) présente deux références qui abordent la physiologie des racines (Bartholomew, Paull et al. 2003; DPI 2009), sans lien avec les propriétés du sol. Toutes les références consultées sur la racine de l'ananas en condition de culture, l'expose comme fragile et non pénétrante et donc très sensible à la compaction du sol (Ekern 1965; Bartholomew, Paull et al. 2003; Malezieux, Côte et al. 2003). Son caractère épiphyte d'origine ancestrale en serait la cause (DPI 2009). La nécessité d'un sol meuble et aéré est de ce fait soulignée (Py, Lacoëuilhe et al. 1991; DPI 2009) et assumée dans tous les systèmes de production de type intensif. Cela amène à un travail mécanique poussé et à l'aménagement de billons pour accentuer l'ameublissement et l'aération du sol, et permettre aussi d'éviter l'asphyxie racinaire en cas de fortes pluviométries (Py, Lacoëuilhe et al. 1991). En lien avec les conditions d'environnement (pluviométrie, topographie des parcelles), ces modalités sont souvent responsables de fortes érosions du sol (Wan 1999; Sugahara, Ohwaki et al. 2001; Khamsook and Roose 2003). De tels dispositifs existent pour d'autres cultures et sont réputés favoriser l'enracinement et la production de tubercules (Agbede and Adekiya 2013; Marcinek, Hetman et al. 2013; Ros, Tavares Filho et al. 2013).

4 Conclusion

Au cours de la phase de présence de la plante de service, nos résultats montrent des altérations de la conductivité hydraulique pour tous les traitements. Cependant, notre analyse révèle des processus différents qui expliquent cette diminution de K . Des effets de tassement pour Ja, des effets du labour pour ST et des effets du travail superficiel dus au semoir pour SD, sont les principaux éléments explicatifs qui découlent de notre analyse.

Par ailleurs, nos données supportent le fait que le travail du sol a des effets d'augmentation sur K qui sont limités dans le temps. De plus, il aboutit à une diminution du diamètre des pores fonctionnels les plus gros. Les modifications affectant les λ_m n'ont pas systématiquement d'effet sur la conductivité hydraulique.

La macrofaune du sol n'est pas impliquée dans les processus de structuration observés. Cependant, son évolution est un indicateur des conditions défavorables du sol qui ont été instaurées dans nos différents traitements.

Néanmoins, les données issues des traitements d'images sur la distribution des pores suivant la forme et la taille révèlent des structururations plus favorables par rapport à l'état initial. Les proportions supérieures en pores tubulaires et en pores fissuraux de moyenne et grande taille, conduisent certainement à une amélioration de la conductivité hydrique. Les mesures de K ont été menées en surface avec une connectivité altérée des pores. De ce fait, l'accès à ces structures porales favorables n'a pas été possible. Notre évaluation de la porosité fonctionnelle en condition de sol non travaillé, par les mesures de K en surface, a été biaisée par les modalités de conduite pour Ja, et de mise en place des *Stylosanthes* pour SD.

A terme, les traitements sol travaillé vs sol non travaillé, ne se différencient pas pour K . Les performances de conductivité hydrique ne permettent donc pas de se prononcer sur les effets de la structuration du sol par le *Stylosanthes*. Mais, les modifications qualitatives de l'espace poral, révélées par les analyses d'images, montrent des évolutions positives en condition de sol non travaillé.

Les caractéristiques racinaires de l'ananas sont fortement modifiées dans un sol compacté comparé à un sol travaillé. Des DRL plus faibles et des diamètres racinaires plus élevés manifestent de contraintes qu'impose le sol compacté face à l'enracinement, et ceci particulièrement au niveau de l'horizon supérieur, avec des conséquences sur la capture des nutriments. Néanmoins, il apparaît que les racines de l'ananas ont pu bénéficier des porosités instaurées par les racines du *Stylosanthes* pour s'installer en profondeur. Cela a permis un meilleur ancrage, ainsi qu'une alimentation hydrique suffisante des plants au cours des différentes phases du cycle. Dans ces conditions, le rendement potentiel en fruit n'est pas diminué en situation de sol non travaillé structuré par une plante de service.

Au-delà, cet essai montre, contre toute attente, que la mise en œuvre de systèmes innovants sans travail du sol est envisageable sur l'ananas. Toutefois, ces systèmes présentent des conditions de stress qui favorisent les manifestations de symptômes de 'wilt', néfastes à l'installation de la culture. L'utilisation de plants sains (vitro plants), associée à des

techniques pour améliorer le statut hydrique du sol (mulch) pourraient favoriser sensiblement l'installation des plants.

Les recherches doivent être poursuivies dans ce sens pour confirmer les résultats.

Discussion générale et perspectives

Discussion générale et perspectives

Les résultats issus de cette thèse ont permis d'enrichir les connaissances scientifiques et techniques sur les modalités de mise en œuvre d'un système de culture innovant sans travail du sol. Cette discussion est axée sur la synthèse des résultats obtenus et sur l'intérêt et les limites des méthodes utilisées. Elle permet de juger de la validité de nos résultats, et aussi d'aborder leur portée et leurs limites dans le cadre de la conception de systèmes de culture innovants pour l'ananas.

Le premier chapitre nous a permis de valider l'hypothèse 1. Cette hypothèse stipulait que des espèces capables de modifier la structure d'un sol compacté, présentaient des traits racinaires distincts des autres. La connaissance des traits racinaires impliqués dans la structuration du sol permettrait donc de pouvoir sélectionner les espèces. L'étude bibliographique qui a été menée a conduit à identifier les modalités de structuration du sol par les racines, les processus et les traits des racines impliqués (*tableau 1*). On a distingué les traits d'effet directs des traits d'effet indirects. Les traits d'effets directs sont essentiellement reliés à un diamètre important de la racine qui conditionne la valeur de la force de pénétration. Les traits d'effets indirects dépendent essentiellement de la densité de longueur racinaire (DRL) et de la longueur spécifique racinaire (SRL). Des valeurs de DRL et de SRL fortes sont favorables à une structuration du sol. Certains de ces traits, comme le diamètre racinaire et la DRL, sont directement accessibles et peuvent effectivement être utilisés pour sélectionner des espèces. De plus, notre étude a permis de mettre en évidence des « groupes fonctionnels » qui présentent des traits racinaires distinctifs (*tableau 2*) : monocotylédones vs dicotylédones et annuels vs pérennes. Les dicotylédones ont des racines au diamètre plus important et un enracinement plus profond alors que les monocotylédones ont des SRL plus importants. Les pérennes ont un cycle de vie plus long qui amène des effets plus importants sur la structuration. Ces éléments mettent en évidence que le choix d'une espèce peut être affiné par l'utilisation de plusieurs niveaux de comparaison (espèces et groupes fonctionnels).

L'hypothèse 2 n'a été que partiellement validée. Elle postulait que l'observation comparée du comportement d'enracinement des espèces, en sol compacté et en sol ameubli, permettrait de sélectionner les plus aptes à améliorer la structure d'un sol compacté. Selon la littérature, la compaction du sol conduit généralement à une diminution des longueurs racinaires. La comparaison des espèces en sol ameubli et en sol compacté aurait dû aboutir à observer moins de racines en sol compacté. Or, le sol ameubli s'est révélé plus défavorable à l'enracinement, probablement à cause d'un contact sol/racine trop faible résultant d'un travail du sol trop intense. Le dispositif d'essai ne nous a donc pas permis de tester notre hypothèse. Dans ce cas, une comparaison d'enracinement entre un sol non travaillé et le sol compacté aurait été plus appropriée. Néanmoins, hors effets traitements, le dispositif a permis de mettre en évidence des différences entre certains traits racinaires pour les espèces et pour les « groupes fonctionnels ». Cela nous a permis de mener une

comparaison et de pouvoir distinguer les espèces pouvant potentiellement avoir un effet structurant en sol compact.

L'hypothèse 3 a été validée : une plante sélectionnée après examen de son comportement en plante isolée est également favorable à l'amélioration de la structure lorsqu'elle se retrouve cultivée en peuplement. L'Essai n°2 a en effet montré que, comparé à une jachère naturelle, le *Stylosanthes guianensis* en peuplement était capable de modifier favorablement la structure du sol, et que cette modification résultait bien des traits racinaires identifiés en condition de culture individuelle. Malgré une durée relativement courte de l'expérimentation (6 mois), les effets se sont avérés très importants. Cependant la validité de ces résultats peut être remise en question au regard du dispositif expérimental utilisé. En effet, ce dispositif était basé sur la comparaison de seulement deux parcelles élémentaires. Dans ces conditions, la probabilité que la variabilité observée ne soit pas due aux effets des traitements n'est pas négligeable. Il est donc nécessaire de mettre en place un essai avec un dispositif intégrant des répétitions des traitements pour asseoir la validité des nos résultats.

Les essais n°1 et n°2, nous ont fourni des données sur les caractéristiques des traits racinaires du *Stylosanthes guianensis* en plante isolée et en peuplement pour le même délai de croissance (6 mois). Pour progresser dans notre démarche et passer de l'essai n°1 à l'essai n°2, nous avons postulé que les traits racinaires observés en individuel n'étaient pas modifiés en condition de peuplement. Disposant de ces données, il nous a semblé opportun de comparer les traits pour les deux situations. Nous souhaitons savoir si ces données allaient dans le sens d'une équivalence des valeurs des traits, ce qui permettrait une certaine validation de la démarche adoptée : sélection en individuel des traits pour une utilisation en peuplement. Les conditions des essais étant différentes, notre analyse s'est basée sur une comparaison des valeurs moyennes et des écarts types sans recourir à des tests statistiques. De ce point de vue, elle ne révèle que des tendances de comportement. Là aussi, il serait nécessaire de mettre en place un essai spécifique pour comparer les traits racinaires dans ces situations. Néanmoins, ces données vont dans le sens d'un maintien pour certains, et d'un renforcement pour d'autres, des valeurs des traits en passant de l'individu au peuplement. Cette analyse a permis une validation dans le sens de notre approche.

L'essai n°3 a validé l'hypothèse 4. Celle-ci, postulait qu'en rotation avec *Stylosanthes guianensis* le rendement de l'ananas sans travail du sol est similaire comparé à une conduite en sol travaillé. Cet essai a été traité en deux parties distinctes. La première partie a porté sur une évaluation comparative des effets du *Stylosanthes guianensis* suivant deux traitements (en sol ameubli et en sol non travaillé) et d'une jachère naturelle sur la structuration du sol en précédent de la culture de l'ananas. Les dispositifs de mesure mis en œuvre, infiltrométrie, indice des vides, observation de blocs de sol imprégné de résine et étude de la macrofaune du sol, ont permis d'émettre des hypothèses sur les processus impliqués et leur effet sur la structure du sol. Une meilleure caractérisation des mécanismes et des effets sur la structure du sol aurait pu être obtenue par l'observation de profils (Roger-Estrade, Richard et al. 2004). Mais la mise en œuvre d'un tel dispositif aurait profondément modifié les conditions expérimentales avant la mise en place de la culture de

l'ananas - la réalisation d'un profil impact sur près de 10m² la surface au sol - et n'était donc pas envisageable. Les mesures de conductivité hydraulique menées seulement en surface ont montré des limites pour approcher la structure de la macroporosité. Une utilisation sur la profondeur du sol aurait amenée à une meilleure connaissance des caractéristiques des pores fonctionnels. L'illustration de la répartition surfacique des macroporosités a été un élément déterminant pour la compréhension des processus de structuration. Dans de telles circonstances, l'analyse des blocs de sol imprégné de résine a donc été fort utile. Cependant, dans nos conditions, le fort taux en humidité de l'air ambiant s'est révélé très défavorable, d'une part à l'élimination de l'eau des échantillons de sol par échange eau/acétone et d'autre part, à la polymérisation de la résine, qui de ce fait a été très lente. C'est donc un dispositif d'une opérationnalité très contraignante qui de plus nécessite un approvisionnement en résine régulier (durée de vie limitée) difficilement compatible avec notre condition d'insularité.

Nous avons pu conclure pour cette partie à un effet positif sur la structuration du sol des trois traitements au regard de la répartition surfacique des différents types de macropores.

La deuxième partie de l'essai a permis de montrer que l'ananas en sol non travaillé avait un rendement en fruit potentiellement équivalent à l'ananas en sol travaillé. Cette performance a pu être reliée à l'effet de structuration du sol par le précédent *Stylosanthes guianensis* en semis direct.

Quelles peuvent être les retombées et les implications des résultats de cette thèse ? A notre connaissance, la littérature internationale ne mentionne aucun système de culture d'ananas sans travail du sol, ni d'expérimentation d'évaluation et/ou de conception d'un tel système. La production d'ananas avec 19 millions de tonnes (FAO 2012) est la troisième plus importante production de fruit tropical après la banane et les agrumes (Baruwa 2013), et représente plus de 900 000 ha de surface récoltée (Weihong and Xiaoling 2008). Les systèmes de culture ananas actuels seraient respectueux de l'environnement et par conséquent non concernés par la recherche de systèmes alternatifs ?

Pourtant, du fait d'un système racinaire donné comme fragile, la culture de l'ananas se caractérise par des systèmes de type intensif avec des niveaux d'artificialisation extrêmes du milieu pour favoriser l'enracinement et le drainage (Py, Lacoëuilhe et al. 1991; Bartholomew, Paull et al. 2003) : texture fine du sol, aménagement de billons, paillage plastique. En fonction de la nature du sol, ces pratiques peuvent se révéler fortement érosives (Roose and Asseline 1978; Khamsouk, Roose et al. 1999; Khamsouk and Roose 2003), elles sont préjudiciables à la biodiversité (Perucci, Dumontet et al. 2000) et les conditions d'une importante dégradation de la santé des sols prévalent (Abawi and Widmer 2000). De plus, les systèmes de culture ananas, comme la plupart des monocultures intensives, ont recours à des biocides chimiques en utilisation préventive et systématique (Sipes 1997; Gogoe, Dekpor et al. 2001) (Oki and Giambelluca 1989; Petty 1990): herbicides, insecticides, nématicides, fongicides. La lutte contre les bioagresseurs nécessite de nombreux traitements, avec pour conséquence probable l'atteinte à l'intégrité des populations

d'espèces non ciblées, comme observé sur d'autres cultures (Andrén and Lagerlöf 1983; Nannipieri, Ascher et al. 2003). Parmi les bioagresseurs, ceux liés au parasitisme tellurique représentent le principal facteur limitant de la culture (Py, Lacoëuilhe et al. 1991; Sinclair, III. et al. 1993). Ainsi, les nématodes (Caswell, Sarah et al. 1990; Sipes, Caswell-Chen et al. 2005) et les symphytes (Smith 1978; Murray and Smith 1983; Kehe, Gnonhouiri et al. 1997; Uriza, Rebolledo et al. 1998) sont responsables de dégâts considérables sur le système racinaire de l'ananas.

L'idéotype ananas avec l'exigence d'un travail poussé du sol est l'obstacle majeur à l'innovation. Il explique l'état actuel des systèmes de culture ananas. Les résultats de cette thèse montrent qu'il peut être remis en question. La substitution par un idéotype ananas sans travail du sol laisse entrevoir des perspectives importantes pour l'innovation des systèmes de culture ananas.

Au-delà des effets sur la restauration et la préservation de la santé des sols, la possibilité de recourir à des systèmes de culture sans travail du sol sur ananas peut amener des solutions durables pour la gestion du parasitisme tellurique. La littérature fait référence à de nombreuses espèces qui permettent une régulation des populations de bioagresseurs lors de jachère, en particulier vis-à-vis des nématodes de l'ananas. On retiendra principalement les espèces telles que *Tagetes erecta*, *Crotalaria juncea* ou *Brassica napus* (Wang, Sipes et al. 2001). Des effets allélopathiques et l'instauration de conditions favorables au développement de nématodes antagonistes sont avancés pour expliquer cette suppressivité (Wang et al, 2002 ; Suárez 1998). De la Cruz et Lopez (2005), rapportent des effets positifs de la culture de légumineuse en rotation avec l'ananas sur le parasitisme tellurique (champignons et nématodes).

En sol non travaillé, l'augmentation de la biodiversité est favorable au contrôle biologique des nématodes (Govaerts, Mezzalama et al. 2006; Mediene, Valantin-Morison et al. 2011) et autres parasites (Abawi and Widmer 2000; Bulluck III, Barker et al. 2002; Alabouvette, Backhouse et al. 2004; Coleman, Crossley et al. 2004; Lavelle, Blouin et al. 2004). Au regard des symphytes, de nombreux prédateurs ont pu être identifiés et ce, dans diverses conditions (Filingier 1928; Illingworth 1928; Waterhouse 1969). On notera en particulier un acarien, *Pergamasus quisquiliarum Canestrini*, qui est présenté comme l'un des principaux prédateurs des symphytes du genre *Scutigerella* (Berry 1973; Peachey, Moldenke et al. 2002). Peachey et al (2002) soulignent l'effet de forte diminution des populations de *Pergamasus quisquiliarum* amené par le travail du sol.

Il est ainsi probable que l'utilisation de certaines espèces associées en semis direct peut impacter fortement la gestion du parasitisme en culture d'ananas. Comme pour d'autres cultures, des mélanges peuvent aussi être proposés pour combiner les services de plusieurs espèces : fixation de l'azote (Hartwig and Ammon 2002; Blanco-Canqui, Claassen et al. 2012), lutte contre les adventices (Isik, Kaya et al. 2009), préservation et optimisation de l'utilisation de l'eau du sol (Gomes, de Carvalho et al. 2014) et amélioration du taux de matière organique (Havlin, Kissel et al. 1990)...

Toutefois, dans nos conditions le semis direct en culture d'ananas ne présente pas que des avantages. La première limite se révèle dès le chantier de plantation. La nécessité d'utiliser un outil lourd comme une pioche pour implanter le rejet dans un sol dur est éprouvant physiquement et augmente les délais et le coût en main d'œuvre de la plantation. Il est nécessaire de proposer un outil plus adapté au risque d'une acceptabilité faible de ce type de système de culture. La seconde limite est liée à la physiologie de l'ananas. Nous avons déjà évoqué les effets de stress en semis direct sur l'apparition de symptômes de wilt et des conséquences négatives sur la croissance. Nous avons préconisé l'utilisation de plants sains pour pallier ce problème. Mais, des conditions de stress peuvent aussi induire une floraison précoce et rendre la parcelle non exploitable. A ce niveau le choix du matériel de plantation doit être rigoureux (âge des plants et type de rejets) ainsi que la période de plantation (périodes climatiques correspondant à de bonnes conditions d'humidité du sol). L'importance de ces inconvénients dépend fortement des conditions du milieu (type de sol, pluviométrie, pression parasitaire...) et de la sensibilité du cultivar à ces conditions.

Dans notre expérimentation, nous avons privilégié l'utilisation d'un cultivar local. Nous avons de ce fait pu bénéficier de son adaptation aux conditions du milieu. Il existe une forte diversité génétique de l'espèce *Ananas comosus* L. Merr. (Coppens d'Eeckenbrugge, Leal et al. 1997). Cela laisse présager de l'existence de traits racinaires pouvant se révéler plus favorables aux systèmes de culture sans travail du sol pour certains cultivars. Une étude comparative dans ce domaine doit être conduite. On peut aussi envisager des croisements avec pour objectif l'obtention de variétés avec des traits racinaires favorables. Cela nécessite la caractérisation des traits racinaires des géniteurs qui sont actuellement utilisés dans les plans de croisement.

Les données acquises lors de ce travail pourront servir à concevoir des systèmes de culture innovants sans travail du sol, en approfondissant la recherche sur d'autres espèces décompactantes avec la possibilité d'associer d'autres services comme la maîtrise du parasitisme et/ou de l'enherbement...

En démontrant la possibilité de conduire l'ananas sans travail du sol, cette thèse pose donc les bases d'une recherche sur un idéotype ananas pour la conception de nouveaux systèmes de culture.

Références Bibliographiques

- Abawi, G. S. and T. L. Widmer (2000). "Impact of soil health management practices on soilborne pathogens, nematodes and root diseases of vegetable crops." Applied Soil Ecology **15**(1): 37-47.
- Abdalla, A. M., D. R. P. Hettiaratchi, et al. (1969). "The mechanics of root growth in Granular media." Journal of Agricultural Engineering Research **14**(3): 236-248.
- Adams, R. and M. Gianturco (1956). "The Alkaloids of *Crotalaria juncea*." Journal of the American Chemical Society **78**(9): 1919-1921.
- Adiku, S. G. K., C. W. Rose, et al. (2000). "On the simulation of root water extraction: Examination of a minimum energy hypothesis." Soil Science **165**(3): 226-236.
- Aerts, R., R. G. A. Boot, et al. (1991). "The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability." Oecologia **87**(4): 551-559.
- Aerts, R. and F. S. Chapin (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research, Vol 30. A. H. Fitter and D. G. Raffaelli. San Diego, Elsevier Academic Press Inc. **30**: 1-67.
- Agbede, T. M. and A. O. Adekiya (2013). "Soil properties and yam yield under different tillage systems in a tropical Alfisol." Archives of Agronomy and Soil Science **59**(4): 505-519.
- Akobundu, I. (1987). Weed Science in the Tropics: Principles and Practices (IO Akobundu, ed.). John Wiley and Sons, New York: 414-416.
- Alabouvette, C., D. Backhouse, et al. (2004). "Microbial diversity in soil—effects on crop health." Managing Soil Quality: Challenges in Modern Agriculture: 121-138.
- Alakukku, L. (1996). "Persistence of soil compaction due to high axle load traffic. II. Long-term effects on the properties of fine-textured and organic soils." Soil and Tillage Research **37**(4): 223-238.
- Alameda, D., N. P. R. Anten, et al. (2012). "Soil compaction effects on growth and root traits of tobacco depend on light, water regime and mechanical stress." Soil and Tillage Research **120**(0): 121-129.
- Alameda, D. and R. Villar (2009). "Moderate soil compaction: Implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species." Soil and Tillage Research **103**(2): 325-331.
- Alaoui, A., J. Lipiec, et al. (1987). "A review of the changes in the soil pore system due to soil deformation: A hydrodynamic perspective." Soil and Tillage Research **115-116**(0): 1-15.
- Alavi, G., M. Sanda, et al. (2008). "Movement of bromacil in a Hawaii soil under pineapple cultivation – a field study." Chemosphere **72**(1): 45-52.
- Aloni, R., E. Aloni, et al. (2006). "Role of Cytokinin and Auxin in Shaping Root Architecture: Regulating Vascular Differentiation, Lateral Root Initiation, Root Apical Dominance and Root Gravitropism." Annals of Botany **97**(5): 883-893.
- Alston, J. M., J. M. Beddow, et al. "Agricultural research, productivity, and food prices in the long run."
- Amir, I., G. S. V. Raghavan, et al. (1976). "Soil compaction as a function of contact pressure and soil moisture content." Canadian Agricultural Engineering **18**(1): 54-57.
- Andersen, M. N., L. J. Munkholm, et al. (2013). "Soil compaction limits root development, radiation-use efficiency and yield of three winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars." Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science **63**(5): 409-419.
- Andrén, O. and J. Lagerlöf (1983). "Soil fauna (microarthropods, enchytraeids, nematodes) in Swedish agricultural cropping systems." Acta Agriculturae Scandinavica **33**(1): 33-52.
- Angers, D. and J. Caron (1998). "Plant-induced Changes in Soil Structure: Processes and Feedbacks." Biogeochemistry **42**(1-2): 55-72.
- Ankeny, M. D., M. Ahmed, et al. (1991). "Simple Field Method for Determining Unsaturated Hydraulic Conductivity." Soil Sci. Soc. Am. J. **55**(2): 467-470.

- Anten, N. P. R., R. Casado-Garcia, et al. (2006). "Ethylene sensitivity affects changes in growth patterns, but not stem properties, in response to mechanical stress in tobacco." Physiologia Plantarum **128**(2): 274-282.
- Arshad, M., M. Schnitzer, et al. (1990). "Effects of till vs no-till on the quality of soil organic matter." Soil Biology and Biochemistry **22**(5): 595-599.
- Arshad, M. A. and G. M. Coen (1992). "Characterization of soil quality: Physical and chemical criteria." American Journal of Alternative Agriculture **7**(Special Issue 1-2): 25-31.
- Arshad, M. A., A. J. Franzluebbers, et al. (1999). "Components of surface soil structure under conventional and no-tillage in northwestern Canada." Soil and Tillage Research **53**(1): 41-47.
- Arvidsson, J. (1999). "Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction." Plant and Soil **208**(1): 9-19.
- Arvidsson, J. and I. Håkansson (2014). "Response of different crops to soil compaction-Short-term effects in Swedish field experiments." Soil and Tillage Research **138**: 56-63.
- Atwell, B. (1991). "Factors which affects the growth of grain legumes on a solonized brown soil. I. Genotypic responses to soil physical factors." Australian Journal of Agricultural Research **42**(1): 95-105.
- Atwell, B. J. (1993). "Response of roots to mechanical impedance." Environmental and Experimental Botany **33**(1): 27-40.
- Aubertin, G. M. and L. T. Kardos (1965). "Root Growth Through Porous Media Under Controlled Conditions: I. Effect of Pore Size and Rigidity1." Soil Sci. Soc. Am. J. **29**(3): 290-293.
- Aura, E. (1988). "Inverkan av reducerad jordbearbetning på jordstruktur och markens dräneringsegenskaper." Hansen, L., Rasmussen K.J. (Eds.) **Proceedings of NJF-Seminar**(Reduced cultivation, Div. Soil Management Uppsala, Sweden. Report No. 77): 58-63.
- Azevedo, M. C. B. d., J. L. Chopart, et al. (2011). "Sugarcane root length density and distribution from root intersection counting on a trench-profile." 2011 **68**(1).
- Azooz, R. H., M. A. Arshad, et al. (1996). "Pore size distribution and hydraulic conductivity affected by tillage in Northwestern Canada." Soil Science Society of America Journal **60**(4): 1197-1201.
- Bajracharya, R. M. and R. Lal (1999). "Land use effects on soil crusting and hydraulic response of surface crusts on a tropical Alfisol." Hydrological Processes **13**(1): 59-72.
- Ball-Coelho, B. R., R. C. Roy, et al. (1998). "Tillage alters corn root distribution in coarse-textured soil." Soil and Tillage Research **45**(3-4): 237-249.
- Ball, B. C., I. Bingham, et al. (2005). "The role of crop rotations in determining soil structure and crop growth conditions." Canadian Journal of Soil Science **85**(5): 557-577.
- Ball, B. C. and E. A. G. Robertson (1994). "Effects of uniaxial compaction on aeration and structure of ploughed or direct drilled soils." Soil and Tillage Research **31**(2-3): 135-148.
- Barber, D. A. and K. B. Gunn (1974). "The effect of mechanical forces on the exudation of organic substances by the roots of cereal plants grown under sterile conditions." New Phytologist **73**(1): 39-45.
- Barbosa, E. G., V. R. Pivello, et al. (2008). "Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian Cerrados." Brazilian Archives of Biology and Technology **51**: 625-631.
- Barbour MG, B. J., Pitts WD (1987). "Terrestrial plant ecology." The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc, Menlo Park, California: 634pp.
- Bartholomew, D. P., E. Malezieux, et al. (2003). Inflorescence, and fruit development and yield. 167-202. The Pineapple: Botany, Production and Uses. D. P. Bartholomew, R. Paull and K. G. Rohrbach. Wallingford, CABI Publishing: 320.
- Baruch, Z. and M. J. Fisher (1996). "Effect of planting method and soil texture on the growth and development *Arachis pintoi*." Tropical Grasslands **30**(4): 395-401.
- Baruwa, O. I. (2013). "Profitability and constraints of pineapple production in osun state, nigeria." Journal of Horticultural Research **21**(2): 59-64.
- Bécel, C., G. Vercambre, et al. (2012). "Soil penetration resistance, a suitable soil property to account for variations in root elongation and branching." Plant and Soil **353**(1-2): 169-180.
- Becker, M., D. E. Johnson, and Z. J. Segda (1998). "The role of legume fallows in intensified upland rice-base system of West Africa." D.Buckles, A.Eteka, O.Osiname, M.Galiba, and N.Galiano,

- eds. Cover crops in West Africa – Contributing to Sustainable Agriculture(IDRC Publications, Canada): 85-107.
- Bengough, A. G. (2012). "Root elongation is restricted by axial but not by radial pressures: so what happens in field soil?" Plant and Soil **360**(1-2): 15-18.
- Bengough, A. G., M. F. Bransby, et al. (2006). "Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell." Journal of Experimental Botany **57**(2): 437-447.
- Bengough, A. G., C. Croser, et al. (1997). "A biophysical analysis of root growth under mechanical stress." Plant and Soil **189**(1): 155-164.
- Bengough, A. G. and B. M. McKenzie (1997). "Sloughing of root cap cells decreases the frictional resistance to maize (*Zea mays* L.) root growth." Journal of Experimental Botany **48**(309): 885-893.
- Bengough, A. G., B. M. McKenzie, et al. (2011). "Root elongation, water stress, and mechanical impedance: A review of limiting stresses and beneficial root tip traits." Journal of Experimental Botany **62**(1): 59-68.
- Bengough, A. G. and C. E. Mullins (1990). "Mechanical impedance to root growth: a review of experimental techniques and root growth responses." Journal of Soil Science **41**(3): 341-358.
- Bengough, A. G. and I. M. Young (1993). "Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances." Plant and Soil **149**(1): 129-139.
- Benjamin, J. G. (1993). "Tillage effects on near-surface soil hydraulic properties." Soil and Tillage Research **26**(4): 277-288.
- Bennett, E. M., S. R. Carpenter, et al. (2001). "Human impact on erodible phosphorus and eutrophication: a global perspective increasing accumulation of phosphorus in soil threatens rivers, lakes, and coastal oceans with eutrophication." BioScience **51**(3): 227-234.
- Berendse, F. and F. Möller (2009). "Effects of competition on root–shoot allocation in *Plantago lanceolata* L.: adaptive plasticity or ontogenetic drift?" Plant Ecology **201**(2): 567-573.
- Berry, R. E. (1973). "Biology of the Predaceous Mite, *Pergamasus quisquiliarum* on the Garden Symphylan, *Scutigera immaculata* in the Laboratory." Annals of the Entomological Society of America **66**(6): 1354-1356.
- Bertin, C., X. H. Yang, et al. (2003). "The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere." Plant and Soil **256**(1): 67-83.
- Bhattacharyya, R., V. Prakash, et al. (2006). "Effect of tillage and crop rotations on pore size distribution and soil hydraulic conductivity in sandy clay loam soil of the Indian Himalayas." Soil and Tillage Research **86**(2): 129-140.
- Bingham, I. J. and A. G. Bengough (2003). "Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength." Plant and Soil **250**(2): 273-282.
- Bischetti, G., E. Chiaradia, et al. (2005). "Root Strength and Root Area Ratio of Forest Species in Lombardy (Northern Italy)." Plant and Soil **278**(1-2): 11-22.
- Bissett, M. and G. O'Leary (1996). "Effects of conservation tillage and rotation on water infiltration in two soils in south-eastern Australia." Soil Research **34**(2): 299-308.
- Blanchart, E., P. Lavelle, et al. (1997). "Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire." Soil Biology and Biochemistry **29**(3-4): 431-439.
- Blanco-Canqui, H., M. M. Claassen, et al. (2012). "Summer Cover Crops Fix Nitrogen, Increase Crop Yield, and Improve Soil–Crop Relationships." Agron. J. **104**(1): 137-147.
- Bodner, G., D. Leitner, et al. (2014). "Coarse and fine root plants affect pore size distributions differently." Plant and Soil: 1-19.
- Boeuf-Tremblay, V., S. Plantureux, et al. (1995). "Influence of mechanical impedance on root exudation of maize seedlings at two development stages." Plant and Soil **172**(2): 279-287.
- Bohan, D. A., S. J. Powers, et al. (2011). "Modelling rotations: can crop sequences explain arable weed seedbank abundance?" Weed Research **51**(4): 422-432.
- BOIFFIN, J., F. PAPY, et al. (1988). "Influence des systèmes de culture sur les risques d'érosion par ruissellement concentré. I. — Analyse des conditions de déclenchement de l'érosion." Agronomie **8**(8): 663-673.

- Boizard, H., S. W. Yoon, et al. (2013). "Using a morphological approach to evaluate the effect of traffic and weather conditions on the structure of a loamy soil in reduced tillage." Soil and Tillage Research **127**(0): 34-44.
- Boot, R. G. A. and M. Mensink (1990). "Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply." Plant and Soil **129**(2): 291-299.
- Bottinelli, N., T. Henry-des-Tureaux, et al. (2010). "Earthworms accelerate soil porosity turnover under watering conditions." Geoderma **156**(1-2): 43-47.
- Bradshaw, A. D. (2006). "Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother?" New Phytologist **170**(4): 644-648.
- Brisson, J. and J. F. Reynolds (1994). "The effect of neighbors on root distribution in a creosotebush (*larrea-tridentata*) population." Ecology **75**(6): 1693-1702.
- Bronick, C. J. and R. Lal (2005). "Soil structure and management: a review." Geoderma **124**(1-2): 3-22.
- Bulluck III, L., K. Barker, et al. (2002). "Influences of organic and synthetic soil fertility amendments on nematode trophic groups and community dynamics under tomatoes." Applied Soil Ecology **21**(3): 233-250.
- Burroughs, E. R. and B. R. Thomas (1977). Declining root strength in Douglas-fir after felling as a factor in slope stability, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Forest Service, US Department of Agriculture.
- Cahill, J. F. (1999). "Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field." Ecology **80**(2): 466-480.
- Cakmak I, H. C. a. M. H. (1994). "Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency." J. Exp. Bot. **45**: 1245-1250.
- Calonego, J. C. and C. A. Rosolem (2010). "Soybean root growth and yield in rotation with cover crops under chiseling and no-till." European Journal of Agronomy **33**(3): 242-249.
- Campbell, D., B. Soane, et al. (1994). "Determination and use of soil bulk density in relation to soil compaction." Soil compaction in crop production: 113-139.
- Canadell, J., R. B. Jackson, et al. (1996). "Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale." Oecologia **108**(4): 583-595.
- Cannell, R. Q. and J. D. Hawes (1994). "Trends in tillage practices in relation to sustainable crop production with special reference to temperate climates." Soil and Tillage Research **30**(2-4): 245-282.
- Cannon, W. A. (1949). "A tentative classification of root systems." Ecology **30**(4): 542-548.
- Carof, M., S. De Tourdonnet, et al. (2007). "Hydraulic conductivity and porosity under conventional and no-tillage and the effect of three species of cover crop in northern France." Soil Use and Management **23**(3): 230-237.
- Carr, M. K. V. (2012). "The water relations and irrigation requirements of pineapple (*Ananas comosus* var. *comosus*): A REVIEW." Experimental Agriculture **48**(4): 488-501.
- Casper, B. B. and R. B. Jackson (1997). "Plant competition underground." Annual Review of Ecology and Systematics **28**: 545-570.
- Casper, B. B., H. J. Schenk, et al. (2003). "Defining a plant's belowground zone of influence." Ecology **84**(9): 2313-2321.
- Castro-Díez, P., J. P. Puyravaud, et al. (2000). "Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types." Oecologia **124**(4): 476-486.
- Caswell, E. P. and W. J. Apt (1989). "Pineapple nematode research in Hawaii: Past, present, and future." Journal Of Nematology **21**(2): 147-157.
- Caswell, E. P., J. L. Sarah, et al. (1990). Nematode parasites of pineapple. Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture.
- Chapin III, F. S., K. Autumn, et al. (1993). "Evolution of suites of traits in response to environmental stress." American Naturalist: S78-S92.

- Chapman, K. R., J. D. Glennie, et al. (1983). "Effect of five watering frequencies on growth and yield of various plant parts of container grown Queensland Cayenne pineapples." Queensland Journal Of Agricultural And Animal Sciences **40**(1): 75-81.
- Charles B, E. (1985). "Plant roots as tillage tools." Journal of Terramechanics **22**(3): 177-178.
- Chaudhary, M. R., R. Khera, et al. (1991). "Tillage and irrigation effects on root growth, soil water depletion and yield of wheat following rice." The Journal of Agricultural Science **116**(01): 9-16.
- Chen, G. (2009). Alleviation of soil compaction by Brassica cover crops.
- Chen, G. H. and R. R. Weil (2010). "Penetration of cover crop roots through compacted soils." Plant and Soil **331**(1-2): 31-43.
- Chopart, J.-L., L. Le Mézo, et al. "RACINE2: A software application for processing spatial distribution of root length density from root intersections on trench profiles."
- Chopart, J. L. and P. Siband (1999). "Development and validation of a model to describe root length density of maize from root counts on soil profiles." Plant and Soil **214**(1-2): 61-74.
- Cirad, Gret, et al., Eds. (2002). Mémento de l'agronome.
- Clark, L. J. and P. B. Barraclough (1999). "Do dicotyledons generate greater maximum axial root growth pressures than monocotyledons?" Journal of Experimental Botany **50**(336): 1263-1266.
- CLARK, L. J., D. J. G. GOWING, et al. (2005). "Sensing the physical and nutritional status of the root environment in the field: a review of progress and opportunities." The Journal of Agricultural Science **143**(05): 347-358.
- Clark, L. J., A. H. Price, et al. (2008). "Evidence from near-isogenic lines that root penetration increases with root diameter and bending stiffness in rice." Functional Plant Biology **35**(11): 1163-1171.
- Clark, L. J., W. R. Whalley, et al. (2003). "How do roots penetrate strong soil?" Plant and Soil **255**(1): 93-104.
- Colegate, S. M., D. R. Gardner, et al. (2012). "Dehydropyrrolizidine Alkaloids, Including Monoesters with an Unusual Esterifying Acid, from Cultivated *Crotalaria juncea* (Sunn Hemp cv. 'Tropic Sun')." Journal of Agricultural and Food Chemistry **60**(14): 3541-3550.
- Coleman, D. C., J. D. A. Crossley, et al. (2004). Primary Production Processes in Soils: Roots and Rhizosphere Associates. Fundamentals of Soil Ecology (Second Edition). Burlington, Academic Press: 23-46.
- Cook, A., C. A. Marriott, et al. (1996). "Effects of soil mechanical impedance on root and shoot growth of *Lolium perenne* L., *Agrostis capillaris* and *Trifolium repens* L." Journal of Experimental Botany **47**(8): 1075-1084.
- Coomes, D. A. and P. J. Grubb (2000). "Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments." Ecological Monographs **70**(2): 171-207.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G. and F. Leal (2003). Morphology, anatomy and taxonomy. The Pineapple: Botany, Production and Uses. D. P. Bartholomew, R. Paull and K. G. Rohrbach. Wallingford, CABI Publishing: 13-32.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G., F. Leal, et al. (1997). Germplasm resources of pineapple. Horticultural Reviews. J. Janick. New York, John Wiley & Sons, Inc. **21**: 133-175.
- Coquet, Y., A. Boucher, et al. (2000). "Caractérisation hydrodynamique des sols à l'aide de l'infiltromètre à disques." Etude et gestion des sols **7**(1): p. 7-24.
- Coster, M. and J.-L. Chermant (1985). "Précis d'analyse d'images."
- Cote, F. X., M. Andre, et al. (1989). "CO₂ and O₂ Exchanges in the CAM Plant *Ananas comosus* (L.) Merr: Determination of Total and Malate-Decarboxylation-Dependent CO₂-Assimilation Rates; Study of Light O₂-Uptake." Plant Physiology **89**(1): 61-68.
- Cote, F. X., M. Folliot, et al. (1993). "Photosynthetic Crassulacean acid metabolism in pineapple: Diel rhythm of CO₂ fixation, water use, and effect of water stress." Acta Horticulturae **334**: 113-129.
- Coutadeur, C., Y. Coquet, et al. (2002). "Variation of hydraulic conductivity in a tilled soil." European Journal of Soil Science **53**(4): 619-628.

- Coutand, C. (2010). "Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view." Plant Science **179**(3): 168-182.
- Cresswell, H. P. and J. A. Kirkegaard (1995). "Subsoil amelioration by plant-roots - the process and the evidence." Australian Journal of Soil Research **33**(2): 221-239.
- Croser, C., A. G. Bengough, et al. (1999). "The effect of mechanical impedance on root growth in pea (*Pisum sativum*). I. Rates of cell flux, mitosis, and strain during recovery." Physiologia Plantarum **107**(3): 277-286.
- Croser, C., A. G. Bengough, et al. (2000). "The effect of mechanical impedance on root growth in pea (*Pisum sativum*). II. Cell expansion and wall rheology during recovery." Physiologia Plantarum **109**(2): 150-159.
- Crosson, P. (1995). "Soil erosion estimates and costs." Science **269**(5223): 461-464.
- Cunningham, S. A., B. Summerhayes, et al. (1999). "Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients." Ecological Monographs **69**(4): 569-588.
- Czarnes, S., P. D. Hallett, et al. (2000). "Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport." European Journal of Soil Science **51**(3): 435-443.
- Czyz, E. A. (2004). "Effects of traffic on soil aeration, bulk density and growth of spring barley." Soil and Tillage Research **79**(2): 153-166.
- D'eeckenbrugge, G. C. and M. Duval (1994). Synthesis on Varietal Diversification Aspects/Synthèse: diversification variétale. Regional Workshop on Pineapple in Martinique, Biblioteca Orton IICA/CATIE.
- Dabney, S. M., J. A. Delgado, et al. (2001). "Using winter cover crops to improve soil and water quality." Communications in Soil Science and Plant Analysis **32**(7-8): 1221-1250.
- Daget, P. e. P. J. (1971). "Une méthode d'analyse phytologique des prairies, critères d'application." Ann. Agron **22**: 5-41.
- Dang Khanh, T., N. Huu Hong, et al. (2005). "Paddy weed control by medicinal and leguminous plants from Southeast Asia." Crop Protection **24**(5): 421-431.
- Daraghmeh, O. A., J. R. Jensen, et al. (2009). "Soil structure stability under conventional and reduced tillage in a sandy loam." Geoderma **150**(1-2): 64-71.
- de Azevedo, P. V., C. B. de Souza, et al. (2007). "Water requirements of pineapple crop grown in a tropical environment, Brazil." Agricultural Water Management **88**(1-3): 201-208.
- De la Cruz, R. G., D. L. P. Lopez, et al. (2005). Effect of legumes rotation on pineapple root diseases in huimanguillo, tabasco, Mexico. Proceedings of the IVth International Pineapple Symposium. A. R. Martinez. Leuven 1, International Society Horticultural Science: 247-256.
- De Rybel, E., D. Audenaert, et al. (2012). "A role for the root cap in root branching revealed by the non-auxin probe naxillin." Nature Chemical Biology **8**(9): 798-805.
- DEBAUT-HENOCQUE, L. (2013). "Interactions hôte-pathogènes chez l'ananas (*Ananas comosus* (L.) Merr.) : Adaptation de deux méthodes d'étude des impacts des populations de ravageurs (symphytes, nématodes) sur le système racinaire." Mémoire de fin d'étude d'ingénieur agronome ISA-CIRAD.
- Decaëns, T., J. H. Galvis, et al. (2001). "Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne." Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie **324**(5): 465-478.
- Dexter, A. R. (1986). "Model experiments on the behaviour of roots at the interface between a tilled seed-bed and a compacted sub-soil." Plant and Soil **95**(1): 149-161.
- Dexter, A. R. (1991). "Amelioration of soil by natural processes." Soil and Tillage Research **20**(1): 87-100.
- Ditengou, F. A., W. D. Teale, et al. (2008). "Mechanical induction of lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*." Proceedings of the National Academy of Sciences **105**(48): 18818-18823.
- Dong, M. and H. de Kroon (1994). "Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes." Oikos: 99-106.
- Dorel, M., J. Roger-Estrade, et al. (2000). "Porosity and soil water properties of Caribbean volcanic ash soils." Soil Use and Management **16**(2): 133-140.

- Douglas, J., A. Koppi, et al. (1992). "Changes in soil structure induced by wheel traffic and growth of perennial grass." Soil and Tillage Research **23**(1): 61-72.
- DPI (2009). "The Pineapple." http://www.dpi.qld.gov.au/documents/PlantIndustries_FruitAndVegetables/Ch1-The-Pineapple.pdf.
- Dusek, J., C. Ray, et al. (2010). "Effect of plastic mulch on water flow and herbicide transport in soil cultivated with pineapple crop: A modeling study." Agricultural Water Management **97**(10): 1637-1645.
- EHLERS, W. (1975). "Observations on Earthworm Channels and Infiltration on Tilled and Untilled Loess Soil." Soil Science **119**(3): 242-249.
- Ehlers, W., A. P. Hamblin, et al. (1991). "Root system parameters determining water uptake of field crops." Irrigation Science **12**(3): 115-124.
- Ehlers, W., U. Köpke, et al. (1983). "Penetration resistance and root growth of oats in tilled and untilled loess soil." Soil and Tillage Research **3**(3): 261-275.
- Ehrenfeld, J. G. (2013). Plant–Soil Interactions. Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). A. L. Editor-in-Chief: Simon. Waltham, Academic Press: 109-128.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit, et al. (2005). "Feedback in the plant-soil system." Annual Review of Environment and Resources **30**(1): 75-115.
- Eissenstat, D. (2000). "Root structure and function in an ecological context." New Phytologist **148**(3): 353-354.
- Eissenstat, D. M. (1992). "Costs and benefits of constructing roots of small diameter." Journal of Plant Nutrition **15**(6-7): 763-782.
- Eissenstat, D. M. and D. S. Achor (1999). "Anatomical characteristics of roots of citrus rootstocks that vary in specific root length." New Phytologist **141**(2): 309-321.
- Eissenstat, D. M., C. E. Wells, et al. (2000). "Building roots in a changing environment: Implications for root longevity." New Phytologist **147**(1): 33-42.
- Ekern, P. C. (1965). "Evapotranspiration of pineapple in Hawaii." Plant Physiology **40**(4): 736-739.
- Elkins, C. B. (1985). "Plant roots as tillage tools." Journal of Terramechanics **22**(3): 177-178.
- Ennos, A. R. (2000). "The mechanics of root anchorage." Advances in Botanical Research **33**: 133-157.
- FAO, F. (2012). "Statistical Yearbook 2013: World Food and Agriculture." FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), Rome.
- FAO, I. (1998). "World reference base for soil resources." World soil resources reports **84**: 21-22.
- Fasinmirin, J. T. and J. M. Reichert (2011). "Conservation tillage for cassava (*Manihot esculenta* crantz) production in the tropics." Soil and Tillage Research **113**(1): 1-10.
- Fidalski, J., C. A. Tormena, et al. (2008). "Soil physical quality in a fertilized pasture under continuous grazing." Pesquisa Agropecuaria Brasileira **43**(11): 1583-1590.
- Filinger, G. A. (1928). "Observations on the Habits and Control of the Garden Centipede, *Scutigera* *Immaculata* Newport, a pest in Greenhouses." Journal of Economic Entomology **21**(2): 357-360.
- Fitter, A. H., T. R. Stickland, et al. (1991). "Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency." New Phytologist **118**(3): 375-382.
- Fort, F., C. Jouany, et al. (2013). "Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies." Journal of Plant Ecology **6**(3): 211-219.
- Fredeen, A. L., I. M. Rao, et al. (1989). "Influence of Phosphorus Nutrition on Growth and Carbon Partitioning in *Glycine max*." Plant Physiology **89**(1): 225-230.
- Freschi, L., C. C. Nievola, et al. (2009). "Thermoperiod affects the diurnal cycle of nitrate reductase expression and activity in pineapple plants by modulating the endogenous levels of cytokinins." Physiologia Plantarum **137**(3): 201-212.
- Fuentes, J. P., M. Flury, et al. (2004). "Hydraulic Properties in a Silt Loam Soil under Natural Prairie, Conventional Till, and No-Till." Soil Sci. Soc. Am. J. **68**(5): 1679-1688.
- Galmés, J., J. Cifre, et al. (2005). "Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms." Oecologia **145**(1): 21-31.
- Geng, M. J., M. M. Xu, et al. (2012). "Protective role of mucilage against Al toxicity to root apex of pea (*Pisum sativum*)." Acta Physiologiae Plantarum **34**(4): 1261-1266.

- German, T., D. Ullman, et al. (1992). Mealybug Wilt of Pineapple. Advances in Disease Vector Research. K. Harris, Springer New York. **9**: 241-259.
- Gersani, M., J. s. Brown, et al. (2001). "Tragedy of the commons as a result of root competition." Journal of Ecology **89**(4): 660-669.
- Ghini, R., W. Bettiol, et al. (2011). "Diseases in tropical and plantation crops as affected by climate changes: current knowledge and perspectives." Plant Pathology **60**(1): 122-132.
- Glab, T. (2008). "Effects of tractor wheeling on root morphology and yield of lucerne (*Medicago sativa* L.)." Grass and Forage Science **63**(3): 398-406.
- Godefroy, J. (1969). "Action of soil-improving plants in pineapple culture. II. Pedological aspects." Fruits **24**(7/8): 380-386.
- Godefroy, J. (1988). "Observations on the rooting of *Stylosanthes*, *Crotalaria* and *Flemingia* in a volcanic soil in Cameroon." Fruits Paris **43**(2): 79-86.
- Gogoe, S., A. Dekpor, et al. (2001). "Prickly issues for pineapple pesticides." Pesticides News(54): 4-5.
- Gomes, D. P., D. F. de Carvalho, et al. (2014). "Organic carrot-lettuce intercropping using mulch and different irrigation levels." Journal of Food, Agriculture and Environment **12**(1): 323-328.
- Goodman, A. M. and A. R. Ennos (1999). "The Effects of Soil Bulk Density on the Morphology and Anchorage Mechanics of the Root Systems of Sunflower and Maize." Annals of Botany **83**(3): 293-302.
- Gordon, W. S. and R. B. Jackson (2000). "Nutrient concentrations in fine roots." Ecology **81**(1): 275-280.
- Goss, M. J. (1977). "Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.): I. Effects on the elongation and branching of seminal root axes." Journal of Experimental Botany **28**(1): 96-111.
- Goss, M. J., W. Ehlers, et al. (1984). "Effects of soil management practice on soil physical conditions affecting root growth." Journal of Agricultural Engineering Research **30**: 131-140.
- Goss, M. J. and R. S. Russell (1980). "Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.): III. Observations on the mechanism of response." Journal of Experimental Botany **31**(2): 577-588.
- Govaerts, B., M. Mezzalama, et al. (2006). "Long-term consequences of tillage, residue management, and crop rotation on maize/wheat root rot and nematode populations in subtropical highlands." Applied Soil Ecology **32**(3): 305-315.
- Gray, D. H. and R. B. Sotir (1996). Biotechnical and soil bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control, Wiley-Interscience.
- Green, P., C. Vörösmarty, et al. (2004). "Pre-industrial and contemporary fluxes of nitrogen through rivers: a global assessment based on typology." Biogeochemistry **68**(1): 71-105.
- Greenland, D. J. and H. C. Pereira (1977). "Soil Damage by Intensive Arable Cultivation: Temporary or Permanent? [and Discussion]." Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences **281**(980): 193-208.
- Gregory, P. J. (2006). "Roots, rhizosphere and soil: the route to a better understanding of soil science?" European Journal of Soil Science **57**(1): 2-12.
- Grime, J. P. (1977). "Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory." American Naturalist **111**(982): 1169-1194.
- Groenevelt, P. H., B. D. Kay, et al. (1984). "Physical assessment of a soil with respect to rooting potential." Geoderma **34**(2): 101-114.
- Grof, B. (1985). "Forage attributes of the perennial groundnut *Arachis pintoi* in a tropical savanna environment in Colombia."
- Groleau-Renaud, V., S. Plantureux, et al. (1998). "Effet de la contrainte mécanique sur le système racinaire nodal et séminal du maïs." Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie **321**(1): 63-71.
- Groleau-Renaud, V., S. Plantureux, et al. (1998). "Influence of plant morphology on root exudation of maize subjected to mechanical impedance in hydroponic conditions." Plant and Soil **201**(2): 231-239.
- Gubiani, P. I., J. M. Reichert, et al. (2013). "Hydric and mechanical indicators of soil compaction and plant growth." Revista Brasileira de Ciencia do Solo **37**(1): 1-10.

- Guenni, O., D. Marin, et al. (2002). "Responses to drought of five *Brachiaria* species. I. Biomass production, leaf growth, root distribution, water use and forage quality." Plant and Soil **243**(2): 229-241.
- Gutierrez-Giron, A. and R. Gavilan (2013). "Plant functional strategies and environmental constraints in Mediterranean high mountain grasslands in central Spain." Plant Ecology & Diversity **6**(3-4): 435-446.
- Hachicha, M. and V. Hallaire (2002). "Evolution structurale de la surface d'un sol tunisien sous différents modes d'irrigation." Étude et Gestion des Sols **Volume 9** (4): 239 à 249.
- Hahn, A., R. Zimmermann, et al. (2008). "The Root Cap Determines Ethylene-Dependent Growth and Development in Maize Roots." Molecular Plant **1**(2): 359-367.
- Hajabbasi, M. A. and T. E. Schumacher (1994). "Phosphorus effects on root growth and development in two maize genotypes." Plant and Soil **158**(1): 39-46.
- Hajek, P., D. Hertel, et al. (2014). "Root order- and root age-dependent response of two poplar species to belowground competition." Plant and Soil: 1-19.
- Håkansson, I. and V. W. Medvedev (1995). "Protection of soils from mechanical overloading by establishing limits for stresses caused by heavy vehicles." Soil and Tillage Research **35**(1-2): 85-97.
- Hall, D., D. McKenzie, et al. (1994). "Amelioration of a hardsetting Alfisol through deep mouldboard ploughing, gypsum application and double cropping. I. Soil physical and chemical properties." Soil and Tillage Research **28**(3): 253-270.
- Hallaire, V. and J. Cointepas (1993). "Caractérisation de la macroporosité d'un sol de verger par analyse d'image." Agronomie **13**(2): 155-164.
- Hamblin, A. and J. Hamblin (1985). "Root characteristics of some temperate legume species and varieties on deep, free-draining entisols." Australian Journal of Agricultural Research **36**(1): 63-72.
- Hamblin, A. and D. Tennant (1987). "Root length density and water uptake in cereals and grain legumes: How well are they correlated?[spring wheat; barley; *Lupinus angustifolius*; *Pisum sativum*; morphology]." Australian Journal of Agricultural Research **38**.
- Hameed, M., M. Ashraf, et al. (2010). "Anatomical adaptations of *Cynodon dactylon* (L.) pers., from the salt range pakistan, to salinity stress. i. root and stem anatomy." Pakistan Journal of Botany **42**(1): 279-289.
- Hamza, M. A. and W. K. Anderson (2005). "Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions." Soil and Tillage Research **82**(2): 121-145.
- Hanafi, M. M. and H. Ahmad (2004). "Nutrient supply and dry-matter partitioning of pineapple cv. Jospine on sandy tin tailings." Fruits (Paris) **59**(5): 359-366.
- Hanks, J. and J. T. Ritchie (1991). Modeling plant and soil systems, American Society of Agronomy, Inc.
- Hartmann, C., R. Poss, et al. (2008). "Subsoil improvement in a tropical coarse textured soil: Effect of deep-ripping and slotting." Soil and Tillage Research **99**(2): 245-253.
- Hartung, W., J. Zhang, et al. (1994). "Does abscisic acid play a stress physiological role in maize plants growing in heavily compacted soil?" Journal of Experimental Botany **45**(271): 221-226.
- Hartwig, N. L. and H. U. Ammon (2002). "Cover crops and living mulches." Weed Science **50**(6): 688-699.
- Hatfield, J. L. and J. H. Prueger (1996). "Microclimate effects of crop residues on biological processes." Theoretical and Applied Climatology **54**(1-2): 47-59.
- Hauser, S., J. Henrot, et al. (2002). "Maize Yields in Mulched and Burned *Mucuna pruriens* var. utilis and *Pueraria phaseoloides* Relay Fallow Systems in Southern Cameroon." Biological Agriculture & Horticulture **20**(3): 243-256.
- Havlin, J. L., D. E. Kissel, et al. (1990). "Crop Rotation and Tillage Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen." Soil Sci. Soc. Am. J. **54**(2): 448-452.
- Hawes, M., G. Bengough, et al. (2002). "Root Caps and Rhizosphere." Journal of Plant Growth Regulation **21**(4): 352-367.

- Haynes, R. J. (1980). "Effects of soil management practices on soil physical properties, earthworm population and tree root distribution in a commercial apple orchard." Soil and Tillage Research **1**: 269-280.
- Heard, J. R., E. J. Kladvko, et al. (1988). "Soil macroporosity, hydraulic conductivity and air permeability of silty soils under long-term conservation tillage in Indiana." Soil and Tillage Research **11**(1): 1-18.
- Henderson, C. W. L. (1989). "Lupin as a biological plough: Evidence for, and effects on wheat growth and yield." Australian Journal of Experimental Agriculture **29**: 99-102.
- Hénin, S. (1977). Cours de physique du sol: L'eau et le sol-Les propriétés mécaniques-La chaleur et le sol.
- Hepton, A., L. Ingamells, et al. (1993). "Pineapple plant and fruit growth and development in fertilized native soil and artificial root medium." Acta Horticulturae **334**: 131-139.
- Hirth, J. R., B. M. McKenzie, et al. (2005). "Ability of seedling roots of *Lolium perenne* L. to penetrate soil from artificial biopores is modified by soil bulk density, biopore angle and biopore relief." Plant and Soil **272**(1-2): 327-336.
- Ho, M. D., B. C. McCannon, et al. (2004). "Optimization modeling of plant root architecture for water and phosphorus acquisition." Journal of Theoretical Biology **226**(3): 331-340.
- Hobbs, P. R., K. Sayre, et al. (2008). "The role of conservation agriculture in sustainable agriculture." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **363**(1491): 543-555.
- Hochholdinger, F., W. J. Park, et al. (2004). "From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals." Trends in plant science **9**(1): 42-48.
- Hodge, A. (2004). "The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients." New Phytologist **162**(1): 9-24.
- Hodgson, J. G., G. Montserrat-Martí, et al. (2011). "Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?" Annals of Botany **108**(7): 1337-1345.
- Holloway, R. E. and A. R. Dexter (1991). "Tillage and compaction effects on soil properties, root growth and yield of wheat during drought in a semi-arid environment." Soil Technology **4**(3): 233-253.
- Hong, NH, et al. (2006). "Herbicidal activity of *Stylosanthes guianensis* and its phytotoxic components." Journal of agronomy and crop science **192**: 427-433.
- Hoorman, J. J., J. C. d. M. J. Sá, et al. (2011). "The Biology of Soil Compaction." Soil Tillage Res **68**: 49-57.
- Houghton, R. A., J. L. Hackler, et al. (2001). Carbon flux to the atmosphere from land-use changes: 1850 to 1990, Carbon Dioxide Information Center, Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory.
- Hu, J. S., D. M. Sether, et al. (2005). "Pineapple mealybug wilt associated virus and mealybug wilt of pineapple." Acta Hort. (ISHS) **666**: 209-212.
- Huang, B. and D. M. Eissenstat (2000). "Root plasticity in exploiting water and nutrient heterogeneity." Plant-Environment Interactions: 111-132.
- Hudson (1984). "Soil Conservation." English Language Book Society/Batsford Academic and Educational, London: 324.
- Hussain, A., C. R. Black, et al. (1999). "Soil compaction. A role for ethylene in regulating leaf expansion and shoot growth in tomato?" Plant Physiology **121**(4): 1227-1237.
- Husson, O., H. Charpentier, et al. (2008). Fiche techniques plantes de couverture : Légumineuses pérennes - *Stylosanthes guianensis*, CIRAD.
- Hutchings, M. and E. John (2003). "Distribution of roots in soil, and root foraging activity." Ecological Studies: 33-60.
- Iijima, M., T. Higuchi, et al. (2003). "Root cap removal increases root penetration resistance in maize (*Zea mays* L.)." Journal of Experimental Botany **54**(390): 2105-2109.
- Iijima, M., S. Morita, et al. (2007). "No-tillage enhanced the dependence on surface irrigation water in wheat and soybean." Plant Production Science **10**(2): 182-188.
- Ikram, A., E. S. Jensen, et al. (1994). "No significant transfer of N and P from *Pueraria phaseoloides* to *Hevea brasiliensis* via hyphal links of arbuscular mycorrhiza." Soil Biology and Biochemistry **26**(11): 1541-1547.

- Illingworth, J. F. (1928). "Biological Notes on Scolopendrellidae, Destructive to the Roots of Pineapple in Hawaii."
- Ingram, P. A. and J. E. Malamy (2010). Root System Architecture. Advances in Botanical Research. K. Jean-Claude and D. Michel, Academic Press. **Volume 55**: 75-117.
- Ishaq, M., M. Ibrahim, et al. (2001). "Subsoil compaction effects on crops in Punjab, Pakistan." Soil and Tillage Research **60**(3-4): 153-161.
- Isik, D., E. Kaya, et al. (2009). "Weed suppression in organic pepper (< i> Capsicum annum</i> L.) with winter cover crops." Crop Protection **28**(4): 356-363.
- J., G., R. G., et al. (1996). "Compactage du sol et croissance racinaire de la betterave." Comptes Rendus des Congres de l'Institut International de Recherches Betteravieres **59**: 199-212.
- Jackson, R. B. and M. M. Caldwell (1989). "The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials." Oecologia **81**(2): 149-153.
- Jackson, R. B., J. S. Sperry, et al. (2000). "Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions." Trends in plant science **5**(11): 482-488.
- Jirku, V., et al. (2010). "Seasonal variability of soil structure and soil hydraulic properties." 145-148.
- Jobbágy, E. and R. Jackson (2001). "The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants." Biogeochemistry **53**(1): 51-77.
- Juraimi, A. S., S. D. Drennan, et al. (2005). "Competitive effect of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. on four crop species, soybean [*Glycine max* (L.) Merr.], maize (*Zea mays*), spring wheat (*Triticum aestivum*) and faba bean [*Vicia faba* (L.).]" Asian Journal of Plant Sciences **4**.
- Kalnay, E. and M. Cai (2003). "Impact of urbanization and land-use change on climate." Nature **423**(6939): 528-531.
- Kang, B. G. and S. P. Burg (1972). "Ethylene as a natural agent inducing plumular hook formation in pea seedlings." Planta **104**(4): 275-281.
- Kano, M., Y. Inukai, et al. (2011). "Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice." Plant and Soil **342**(1-2): 117-128.
- Kar, S. and B. Ghildyal (1975). "Rice root growth in relation to size, quantity, and rigidity of pores." Plant and Soil **43**(1): 627-637.
- Karlen, D. L., C. A. Ditzler, et al. (2003). "Soil quality: why and how?" Geoderma **114**(3-4): 145-156.
- Katsvairo, T. W., D. L. Wright, et al. (2007). "Performance of Peanut and Cotton in a Bahiagrass Cropping System Mention of a trademark, proprietary product, or vendor does not constitute a guarantee of warranty for the product, and does not imply its approval to the exclusion of other products or vendors that may be suitable." Agron. J. **99**(5): 1245-1251.
- Kawaletz, H., I. Mölder, et al. (2013). "Back to the roots: how do seedlings of native tree species react to the competition by exotic species?" Annals of Forest Science: 1-11.
- Kay, B. D. (1990). Rates of Change of Soil Structure Under Different Cropping Systems. Advances in Soil Science **12**. B. A. Stewart, Springer New York. **12**: 1-52.
- Kays, S., C. Nicklow, et al. (1974). "Ethylene in relation to the response of roots to physical impedance." Plant and Soil **40**(3): 565-571.
- Kehe, M., G. P. Gnonhouiri, et al. (1997). "Evolution des infestations du symphyle *Hanseniella ivorensis* et du nematode *Pratylenchus brachyurus* su ananas en Cote D'Ivoire (Time course of infestation by *Hanseniella ivorensis* (symphilid) and *Pratylenchus brachyurus* (nematode) on pineapple crop in Cote d'Ivoire)." Acta Horticulturae **425**: 465-474.
- Ketcheson, J. W. (1980). "Long-range effects of intensive cultivation and monoculture on the quality of southern Ontario soils." Canadian Journal of Soil Science **60**(3): 403-410.
- Khamsouk, B. (2001). Impact de la culture bananière sur l'environnement. Influence des systèmes de cultures bananières sur l'érosion, le bilan hydrique et les pertes en nutriments sur un sol volcanique en Martinique (cas du sol brun rouille à halloysite), Montpellier: Thèse Doctorale Ensa.
- Khamsouk, B. and E. Roose (2003). "Ruissellement et erosion d'un sol volcanique tropical cultive en systemes intensifs en Martinique (Runoff and erosion of a tropical volcanic soil (nitisol) cultivated in intensive crop systems in Martinique)." Cahiers Agricultures **12**(3): 145-151.

- Khamsouk, B., E. Roose, et al. (1999). "Effets des systèmes de culture bananière sur la stabilité structurale et l'érosion d'un sol brun rouille à halloysite en Martinique." Bull Réseau Erosion **19**: 206-215.
- Khan, A. R. (1996). "Influence of tillage on soil aeration." Journal of Agronomy and Crop Science-Zeitschrift Fur Acker Und Pflanzenbau **177**(4): 253-259.
- Kirby, J. M. and A. G. Bengough (2002). "Influence of soil strength on root growth: experiments and analysis using a critical-state model." European Journal of Soil Science **53**(1): 119-127.
- Kladivko, E. J. (2001). "Tillage systems and soil ecology." Soil and Tillage Research **61**(1-2): 61-76.
- Kolb, E., C. Hartmann, et al. (2012). "Radial force development during root growth measured by photoelasticity." Plant and Soil **360**(1-2): 19-35.
- Koliji, A., L. Laloui, et al. (2006). "Suction Induced Effects on the Fabric of a Structured Soil." Transport in Porous Media **64**(2): 261-278.
- Kollmann, J., H. Dietz, et al. (2004). "Allocation, plasticity and allometry." Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **6**(4): 205-206.
- Kooistra, M. J., D. Schoonderbeek, et al. (1992). "Root-soil contact of maize, as measured by a thin-section technique - II. Effects of soil compaction." Plant and Soil **139**(1): 119-129.
- Koutika, L. S., S. Hauser, et al. (2004). "Comparative study of soil properties under *Chromolaena odorata*, *Pueraria phaseoloides* and *Calliandra calothyrsus*." Plant and Soil **266**(1-2): 315-323.
- Kovar, J. L., S. A. Barber, et al. (1992). "Characterization of soil temperature, water content, and maize root distribution in two tillage systems." Soil and Tillage Research **24**(1): 11-27.
- Kozlowski, T. T. (1999). "Soil Compaction and Growth of Woody Plants." Scandinavian Journal of Forest Research **14**(6): 596-619.
- Kribaa, M., V. Hallaire, et al. (2001). "Effect of various cultivation methods on the structure and hydraulic properties of a soil in a semi-arid climate." Soil and Tillage Research **60**(1-2): 43-53.
- Kucke, M., H. Schmid, et al. (1995). "A comparison of 4 methods for measuring roots of field crops in 3 contrasting soils." Plant and Soil **172**(1): 63-71.
- Kumar, K. and K. Goh (1999). "Crop residues and management practices: effects on soil quality, soil nitrogen dynamics, crop yield, and nitrogen recovery." Advances in Agronomy **68**: 197-319.
- Kumar Rao, J. V. D. K., P. J. Dart, et al. (1983). "Residual Effect of *Pigeonpea* (*Cajanus cajan*) on Yield and Nitrogen Response of Maize." Experimental Agriculture **19**(02): 131-141.
- LACHNO, D. R., R. S. HARRISON-MURRAY, et al. (1982). "The Effects of Mechanical Impedance to Growth on the Levels of ABA and IAA in Root Tips of *Zea mays* L." Journal of Experimental Botany **33**(5): 943-951.
- Lal, R. (1988). "Effects of macrofauna on soil properties in tropical ecosystems." Agriculture, Ecosystems & Environment **24**(1-3): 101-116.
- Lamandé, M., G. Pérès, et al. "Action combinée des pratiques culturales et des lombriciens sur le sol."
- Lampurlanés, J. and C. Cantero-Martínez (2006). "Hydraulic conductivity, residue cover and soil surface roughness under different tillage systems in semiarid conditions." Soil and Tillage Research **85**(1-2): 13-26.
- Laskowski, M., V. A. Grieneisen, et al. (2008). "Root System Architecture from Coupling Cell Shape to Auxin Transport." PLoS Biol **6**(12): e307.
- Laube, S. and G. Zotz (2003). "Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte?" Functional Ecology **17**(5): 598-604.
- Lauenroth, W. and R. Gill (2003). "3 Turnover of Root Systems." Root ecology **168**: 61.
- Lavelle, P., M. Blouin, et al. (2004). "Plant parasite control and soil fauna diversity." Comptes Rendus Biologies **327**(7): 629-638.
- Lavelle, P., T. Decaëns, et al. (2006). "Soil invertebrates and ecosystem services." European Journal of Soil Biology **42**, Supplement 1(0): S3-S15.
- Lavelle, P., C. Gilot, et al. (1994). "Soil fauna and sustainable land use in the humid tropics."
- Lavorel, S. and E. Garnier (2002). "Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail." Functional Ecology **16**(5): 545-556.
- Lesturgez, G., R. Poss, et al. (2004). "Roots of *Stylosanthes hamata* create macropores in the compact layer of a sandy soil." Plant and Soil **260**(1-2): 101-109.

- Lewis, D. R., S. Negi, et al. (2011). "Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers." Development **138**(16): 3485-3495.
- Leyser, O. and A. Fitter (1998). "Roots are branching out in patches." Trends in plant science **3**(6): 203-204.
- Li, H.-B., F.-S. Zhang, et al. (2012). "Contribution of Root Proliferation in Nutrient-Rich Soil Patches to Nutrient Uptake and Growth of Maize." Pedosphere **22**(6): 776-784.
- Lim, J. N. W. and I. Douglas (2000). "Land management policy and practice in a steep land agricultural area: a Malaysian example." Land Degradation & Development **11**(1): 51-61.
- Lin, H., K. McInnes, et al. (1996). "Effective porosity and flow rate with infiltration at low tensions into a well-structured subsoil." Transactions of the ASAE **39**(1): 131-135.
- Linford, M. B. (1933). "Correlation studies on pineapple fruits and crowns." Proc HAS, 8th Annu Meet **1933**.
- Linn, D. M. and J. W. Doran (1984). "Effect of Water-Filled Pore Space on Carbon Dioxide and Nitrous Oxide Production in Tilled and Nontilled Soils." Soil Sci. Soc. Am. J. **48**(6): 1267-1272.
- Lipiec, J., J. Arvidsson, et al. (2003). "Review of modelling crop growth, movement of water and chemicals in relation to topsoil and subsoil compaction." Soil & Tillage Research **73**(1-2): 15-29.
- Lipiec, J. and R. Hatano (2003). "Quantification of compaction effects on soil physical properties and crop growth." Geoderma **116**(1-2): 107-136.
- Lipiec, J., R. Horn, et al. (2012). "Effects of soil compaction on root elongation and anatomy of different cereal plant species." Soil and Tillage Research **121**(0): 74-81.
- Lipiec, J., J. Kuś, et al. (2006). "Soil porosity and water infiltration as influenced by tillage methods." Soil and Tillage Research **89**(2): 210-220.
- Llovet, J., R. Josa, et al. (2008). "Thermal shock and rain effects on soil surface characteristics: A laboratory approach." CATENA **74**(3): 227-234.
- Loch, D. (1977). "Brachiaria decumbens (signal grass)--a review with particular reference to Australia." Tropical grasslands.
- Löfkvist, J. (2005). Modifying soil structure using plant roots.
- Logsdon, S. D. (2013). Root Effects on Soil Properties and Processes: Synthesis and Future Research Needs. Enhancing Understanding and Quantification of Soil–Root Growth Interactions. D. Timlin and L. R. Ahuja, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America.: 173-196.
- Logsdon, S. D., J. L. Jordahl, et al. (1993). "Tillage and crop effects on ponded and tension infiltration rates." Soil and Tillage Research **28**(2): 179-189.
- Logsdon, S. D., R. B. Reneau, et al. (1987). "Corn Seedling Root Growth as Influenced by Soil Physical Properties." Agron. J. **79**(2): 221-224.
- López-García, B., M. Hernández, et al. (2012). "Bromelain, a cysteine protease from pineapple (*Ananas comosus*) stem, is an inhibitor of fungal plant pathogens." Letters in Applied Microbiology **55**(1): 62-67.
- Lynch, J. (1995). "Root architecture and plant productivity." Plant Physiology **109**(1): 7.
- Lynch, J. and K. Brown (2001). "Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability." Plant and Soil **237**(2): 225-237.
- Macfadyen, A. (1953). "Notes on methods for the extraction of small soil arthropods." The Journal of Animal Ecology: 65-77.
- Maduakor, H. O. (1993). "Effect of soil compaction on leaf, stem and fibrous root growth of cassava (*Manihot esculenta*, Crantz)." Soil and Tillage Research **26**(1): 69-78.
- Maina, G. G., J. S. Brown, et al. (2002). "Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons." Plant Ecology **160**(2): 235-247.
- Malezieux, E. (1993). "Dry matter accumulation and yield elaboration of pineapple in Cote D'Ivoire." Acta Horticulturae **334**: 149-157.
- Malezieux, E., F. Cote, et al. (2003). Crop environment, and vegetative physiology and growth. 69-107. The Pineapple: Botany, Production and Uses. D. P. Bartholomew, R. Paull and K. G. Rohrbach. Wallingford, CABI Publishing: 320.

- Malhi, S. S., M. Nyborg, et al. (2011). "Long-term tillage, straw and N rate effects on quantity and quality of organic C and N in a Gray Luvisol soil." Nutrient Cycling in Agroecosystems **90**(1): 1-20.
- Marchal, J., A. Pinon, et al. (1981). "Effects of the form of potassium fertilizer on pineapple quality in the Ivory Coast." Fruits **36**(12): 737-743.
- Marcinek, B., J. Hetman, et al. (2013). "Influence of cultivation method and bulbs planting depth on the growth and yielding of tulips." Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus **12**(5): 97-110.
- Marschner, H., E. A. Kirkby, et al. (1996). "Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients." Journal of Experimental Botany **47**(Special Issue): 1255-1263.
- Martínez, E., J.-P. Fuentes, et al. (2008). "Soil physical properties and wheat root growth as affected by no-tillage and conventional tillage systems in a Mediterranean environment of Chile." Soil and Tillage Research **99**(2): 232-244.
- Materechera, S. A., A. M. Alston, et al. (1992). "Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil." Plant and Soil **144**(2): 297-303.
- Materechera, S. A., A. R. Dexter, et al. (1991). "Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species." Plant and Soil **135**(1): 31-41.
- Matson, P. A., W. J. Parton, et al. (1997). "Agricultural intensification and ecosystem properties." Science **277**(5325): 504-509.
- Mc Garry, D. and G. Sharp (2003). A rapid, immediate, farmer-usable method of assessing soil structure condition to support conservation agriculture.
- McCallum, M. H., J. A. Kirkegaard, et al. (2004). "Improved subsoil macroporosity following perennial pastures." Australian Journal of Experimental Agriculture **44**(3): 299-307.
- McCully, M. E. (1999). "Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres." Annu Rev Plant Biol **50**(1): 695-718.
- McKenzie, B. M., A. G. Bengough, et al. (2009). "Deep rooting and drought screening of cereal crops: A novel field-based method and its application." Field Crops Research **112**(2-3): 165-171.
- McKenzie, B. M., C. E. Mullins, et al. (2013). "Root-soil friction: quantification provides evidence for measurable benefits for manipulation of root-tip traits." Plant, Cell & Environment **36**(6): 1085-1092.
- Mediene, S., M. Valantin-Morison, et al. (2011). "Agroecosystem management and biotic interactions: a review." Agronomy for Sustainable Development **31**(3): 491-514.
- Messing, I., J. Iwald, et al. (2005). "Using pore sizes as described in soil profile descriptions to estimate infiltration rate and saturated hydraulic conductivity." Soil Use and Management **21**(3): 276-277.
- Messing, I. and N. J. Jarvis (1993). "Temporal variation in the hydraulic conductivity of a tilled clay soil as measured by tension infiltrometers." Journal of Soil Science **44**(1): 11-24.
- Mickovski, S. B. and U. o. M. S. o. B. Sciences (2002). Anchorage mechanics of different types of root systems, University of Manchester.
- Milleret, R., R. C. Le Bayon, et al. (2009). "Impact of roots, mycorrhizas and earthworms on soil physical properties as assessed by shrinkage analysis." Journal of Hydrology **373**(3-4): 499-507.
- Misra, R., A. Dexter, et al. (1986). "Maximum axial and radial growth pressures of plant roots." Plant and Soil **95**(3): 315-326.
- Misra, R. K., A. M. Alston, et al. (1988). "Root growth and phosphorus uptake in relation to the size and strength of soil aggregates. I. Experimental studies." Soil and Tillage Research **11**(2): 103-116.
- Model, N. S. and G. R. Sander (1999). "Pineapple yield, fruit characteristics as affected by soil management systems and planting techniques." Pesquisa Agropecuaria Gaucha **5**(2): 209-216.
- Mokany, K., R. J. Raison, et al. (2006). "Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes." Global Change Biology **12**(1): 84-96.

- Monshausen, G. B. and S. Gilroy (2009). "The exploring root—root growth responses to local environmental conditions." Current Opinion in Plant Biology **12**(6): 766-772.
- Moran, C. J., A. B. McBratney, et al. (1989). "A method for the dehydration and impregnation of clay soil." Journal of Soil Science **40**(3): 569-575.
- Morgan, P. W. and M. C. Drew (1997). "Ethylene and plant responses to stress." Physiologia Plantarum **100**(3): 620-630.
- Moss, G. I., K. C. Hall, et al. (1988). "Ethylene and the responses of roots of maize (*Zea mays* L.) to physical impedance." New Phytologist **109**(3): 303-311.
- Mulebeke, R., G. Kironchi, et al. (2013). "Soil moisture dynamics under different tillage practices in cassava-sorghum based cropping systems in eastern Uganda." Ecohydrology & Hydrobiology **13**(1, Sp. Iss. SI): 22-30.
- Munkholm, L. J., R. J. Heck, et al. (2013). "Long-term rotation and tillage effects on soil structure and crop yield." Soil & Tillage Research **127**: 85-91.
- Muñoz-Romero, V., J. Benítez-Vega, et al. (2010). "Effect of tillage system on the root growth of spring wheat." Plant and Soil **326**(1-2): 97-107.
- Murray, D. A. H. and D. Smith (1983). "Effect of symphylla, *Hanseniella* sp., on establishment of pineapples in South-East Queensland." Queensland Journal Of Agricultural And Animal Sciences **40**(2): 121-123.
- Nakayama, N., Richard S. Smith, et al. (2012). "Mechanical Regulation of Auxin-Mediated Growth." Current Biology **22**(16): 1468-1476.
- Nannipieri, P., J. Ascher, et al. (2003). "Microbial diversity and soil functions." European Journal of Soil Science **54**(4): 655-670.
- Navas, M. L. (2012). "Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning." Weed Research **52**(6): 479-488.
- Niklas, K. J. (1992). Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function, University of Chicago press.
- Nobel, P. S. (1991). "Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants." New Phytologist **119**(2): 183-205.
- Nosalewicz, A. and J. Lipiec (2014). "The effect of compacted soil layers on vertical root distribution and water uptake by wheat." Plant and Soil **375**(1-2): 229-240.
- O'Brien, E. E., M. Gersani, et al. (2005). "Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition." New Phytologist **168**(2): 401-412.
- Obiefuna, J. C., P. K. Majumder, et al. (1987). "Fertilizer rates for increased pineapple production in the tropical ferrallitic soils of South Western Nigeria." Fertilizer Research **12**(2): 99-105.
- Ojeniyi, S. O. (1986). "Effect of zero-tillage and disc ploughing on soil water, soil temperature and growth and yield of maize (*Zea mays* L.)." Soil and Tillage Research **7**(1-2): 173-182.
- Oki, D. S. and T. W. Giambelluca (1989). "Groundwater contamination by nematicides: Influence of recharge timing under pineapple crop." Water Resources Bulletin **25**: 285-294.
- Okimoto, M. C. (1948). "Anatomy and histology of the pineapple inflorescence and fruit." Botanical Gazette **110**: 217-231.
- Osmont, K. S., R. Sibout, et al. (2007). "Hidden branches: developments in root system architecture." Annu Rev Plant Biol **58**: 93-113.
- Oyanagi, A., T. Nakamoto, et al. (1993). "The gravitropic response of roots and the shaping of the root system in cereal plants." Environmental and Experimental Botany **33**(1): 141-158.
- Pabin, J., J. Lipiec, et al. (1998). "Critical soil bulk density and strength for pea seedling root growth as related to other soil factors." Soil and Tillage Research **46**(3-4): 203-208.
- Pagliai, M. and M. De Nobili (1993). "Relationships between soil porosity, root development and soil enzyme activity in cultivated soils." Geoderma **56**(1-4): 243-256.
- Pagliai, M., M. La Marca, et al. (1984). "Effects of zero and conventional tillage on the length and irregularity of elongated pores in a clay loam soil under viticulture." Soil and Tillage Research **4**(5): 433-444.
- Pagliai, M., A. Marsili, et al. (2003). "Changes in some physical properties of a clay soil in Central Italy following the passage of rubber tracked and wheeled tractors of medium power." Soil and Tillage Research **73**(1-2): 119-129.

- Pagliai, M., M. Raglione, et al. (1995). "The structure of two alluvial soils in Italy after 10 years of conventional and minimum tillage." Soil and Tillage Research **34**(4): 209-223.
- Pagliai, M., N. Vignozzi, et al. (2004). "Soil structure and the effect of management practices." Soil and Tillage Research **79**(2): 131-143.
- Panayiotopoulos, K. P., C. P. Papadopoulou, et al. (1994). "Compaction and penetration resistance of an Alfisol and Entisol and their influence on root growth of maize seedlings." Soil and Tillage Research **31**(4): 323-337.
- Passioura, J. B. (2002). "'Soil conditions and plant growth'." Plant Cell and Environment **25**(2): 311-318.
- Paul, E. A., K. H. Paustian, et al. (1996). Soil Organic Matter in Temperate Agroecosystems Long Term Experiments in North America, CRC Press.
- Paustian, K., O. Andrén, et al. (1997). "Agricultural soils as a sink to mitigate CO₂ emissions." Soil Use and Management **13**: 230-244.
- Peachey, R. E., A. Moldenke, et al. (2002). "Effect of cover crops and tillage system on symphytan (Symphyla: Scutigerella immaculata, Newport) and Pergamasus quisquiliarum Canestrini (Acari: Mesostigmata) populations, and other soil organisms in agricultural soils." Applied Soil Ecology **21**(1): 59-70.
- Péret, B., B. De Rybel, et al. (2009). "Arabidopsis lateral root development: an emerging story." Trends in plant science **14**(7): 399-408.
- Perez, E. P., D. M. Sether, et al. (2006). "Characterization and Control of Pineapple Mealybug Wilt Associated Ampeloviruses." Acta Horticulturae **702**: 23-27.
- Perucci, P., S. Dumontet, et al. (2000). "Effects of organic amendment and herbicide treatment on soil microbial biomass." Biology and Fertility of Soils **32**(1): 17-23.
- Petty, G. J. (1990). "Use of unregistered pesticides in pineapples." C.S.F.R.I. Information Bulletin **214**: 14.
- Peuke, A. D., W. Hartung, et al. (1994). "The uptake and flow of C, N and ions between roots and shoots in Ricinus communis L. II. Grown with low or high nitrate supply." Journal of Experimental Botany **45**(6): 733-740.
- Philip, J. R. (1969). "Theory of infiltration." Advances in Hydrosiences **5**(5): 215-296.
- Pierret, A., C. Doussan, et al. (2007). "Root functional architecture: A framework for modeling the interplay between roots and soil." Vadose Zone Journal **6**(2): 269-281.
- Pimentel, D. and N. Kounang (1998). "Ecology of Soil Erosion in Ecosystems." Ecosystems **1**(5): 416-426.
- Pimm, S. L. and P. Raven (2000). "Biodiversity: extinction by numbers." Nature **403**(6772): 843-845.
- Poorter, H. and O. Nagel (2000). "The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review." Functional Plant Biology **27**(12): 1191-1191.
- Poss, Hartmann, et al. (2004). "Roots of Stylosanthes hamata create macropores in the compact layer of a sandy soil." Plant and Soil **260**: 101-109.
- Poss, Noble, et al. (2008). "Subsoil improvement in a tropical coarse textured soil: Effect of deep-ripping and slotting." Soil & Tillage Research **99**: 245-253.
- Potocka, I., J. Szymanowska-PuBka, et al. (2011). "Effect of mechanical stress on Zea root apex. I. Mechanical stress leads to the switch from closed to open meristem organization." Journal of Experimental Botany **62**(13): 4583-4593.
- Powis, V. B., W. R. Whalley, et al. (2003). Some mechanisms responsible for the alteration of soil hydraulic properties by root activity. Leiden, A a Balkema Publishers.
- Powlson, D. S., P. J. Gregory, et al. (2011). "Soil management in relation to sustainable agriculture and ecosystem services." Food Policy **36**(Supplement 1): S72-S87.
- Přikryl, Z. and V. Vančura (1980). "Root exudates of plants." Plant and Soil **57**(1): 69-83.
- Py, C. (1959). "Etude sur la croissance de l'ananas en Guinée." Fruits **14**: 3-24.
- Py, C., J. Lacoëuilhe, et al. (1991). "L'ananas: sa culture ses produits." Paris: GP. Maisonneuve et Larose.
- Qin, R., P. Stamp, et al. (2005). "Impact of Tillage and Banded Starter Fertilizer on Maize Root Growth in the Top 25 Centimeters of the Soil." Agron. J. **97**(3): 674-683.

- Raab, T. K. and D. A. Lipson (2010). The Rhizosphere: A Synchrotron-Based View of Nutrient Flow in the Root Zone. Developments in Soil Science. S. Balwant and G. Markus, Elsevier. **Volume 34**: 171-198.
- Raffaillac, J.-P., J. d. Ricaud, et al. (1978). "Compacité du sol et enracinement de l'ananas en début de cycle: document de travail."
- Rajaram, G. and D. C. Erbach (1999). "Effect of wetting and drying on soil physical properties." Journal of Terramechanics **36**(1): 39-49.
- Rasmussen, K. J. (1999). "Impact of ploughless soil tillage on yield and soil quality: A Scandinavian review." Soil & Tillage Research **53**(1): 3-14.
- Rasse, D. P. and A. J. M. Smucker (1998). "Root recolonization of previous root channels in corn and alfalfa rotations." Plant and Soil **204**(2): 203-212.
- Razzaque, A. H. M. and Mohamed Musa Hanafi (2001). "Effect of potassium on growth, yield and quality of pineapple in tropical peat." Fruits (Paris) **56**(1): 45-49.
- Reicosky, D. and M. Lindstrom (1995). "Impact of fall tillage on short-term carbon dioxide flux." Soils and Global Change. Lal, R., J. Kimble, E. Levine, and BA Stewart (eds.). Lewis Publishers, Chelsea, Michigan: 177-187.
- Reintam, E., K. Trukmann, et al. (2008). "Effect of *Cirsium arvense* L. on soil physical properties and crop growth." Agricultural and Food Science **17**(2): 153-164.
- Reynolds, W. D., B. T. Bowman, et al. (2002). "Indicators of good soil physical quality: density and storage parameters." Geoderma **110**(1-2): 131-146.
- Ricaurte, J., Q. ZhiPing, et al. (2000). Root distribution, nutrient absorption and soils erosion in forage and crops systems in Cauca hillsides, Colombia. Suelos Ecuatoriales, Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo.
- Rice, P. J., J. A. Harman-Fetcho, et al. (2007). "Reducing Insecticide and Fungicide Loads in Runoff from Plastic Mulch with Vegetative-Covered Furrows." Journal of Agricultural and Food Chemistry **55**(4): 1377-1384.
- Rich, S. M. and M. Watt (2013). "Soil conditions and cereal root system architecture: Review and considerations for linking Darwin and Weaver." Journal of Experimental Botany **64**(5): 1193-1208.
- Richard, G., H. Boizard, et al. (1999). "Field study of soil compaction due to traffic in northern France: pore space and morphological analysis of the compacted zones." Soil and Tillage Research **51**(1-2): 151-160.
- Ricklefs, R. E. M., G.L. (1999). "Ecology." 4th edn. W.H. Freeman, New York.
- Ringrose-Voase, A. (1996). "Measurement of soil macropore geometry by image analysis of sections through impregnated soil." Plant and Soil **183**(1): 27-47.
- Rinnofner, T., J. Friedel, et al. (2008). "Effect of catch crops on N dynamics and following crops in organic farming." Agronomy for Sustainable Development **28**(4): 551-558.
- Roger-Estrade, J., G. Richard, et al. (2004). "Morphological characterisation of soil structure in tilled fields: from a diagnosis method to the modelling of structural changes over time." Soil and Tillage Research **79**(1): 33-49.
- Roldán, A., F. Caravaca, et al. (2003). "No-tillage, crop residue additions, and legume cover cropping effects on soil quality characteristics under maize in Patzcuaro watershed (Mexico)." Soil and Tillage Research **72**(1): 65-73.
- Roose, E. J. and J. Asseline (1978). "Measurement of erosion phenomena under simulated rainfall at adiapodoume. Solid and soluble loads in runoff water from bare soil and pineapple plantations." Chaiers Orstom, Pedologie **16**(1): 43-72.
- Ros, A. B., J. Tavares Filho, et al. (2013). "Soil physical properties and growth of sweet potato under different soil managements." Revista Brasileira de Ciencia do Solo **37**(1): 242-250.
- Roseberg, R. J. and E. L. McCoy (1992). "Tillage- and Traffic-Induced Changes in Macroporosity and Macropore Continuity: Air Permeability Assessment." Soil Sci. Soc. Am. J. **56**(4): 1261-1267.
- Rosolem, C. A., J. C. Calonego, et al. (2005). "Potassium leaching from millet straw as affected by rainfall and potassium rates." Communications in Soil Science and Plant Analysis **36**(7-8): 1063-1074.

- Rosolem, C. A., J. S. S. Foloni, et al. (2002). "Root growth and nutrient accumulation in cover crops as affected by soil compaction." Soil and Tillage Research **65**(1): 109-115.
- Rotar, P. P. and R. J. Joy (1983). "'Tropic Sun'Sunn Hemp; *Crotalaria juncea* L."
- Rougier, M. and A. Chaboud (1985). "Mucilages secreted by roots and their biological function." Israel Journal of Botany **34**(2-4): 129-146.
- Roumet, C., F. Lafont, et al. (2008). "Root traits and taxonomic affiliation of nine herbaceous species grown in glasshouse conditions." Plant and Soil **312**(1-2): 69-83.
- Roumet, C., C. Urcelay, et al. (2006). "Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field." New Phytologist **170**(2): 357-368.
- Rowse, H. R. and D. A. Stone (1980). "Deep cultivation of a sandy clay loam II. Effects on soil hydraulic properties and on root growth, water extraction and water stress in 1977, especially of broad beans." Soil and Tillage Research **1**: 173-185.
- Ryser, P. (1996). "The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses." Functional Ecology: 717-723.
- Ryser, P. (2006). "The mysterious root length." Plant and Soil **286**(1-2): 1-6.
- Ryser, P. and L. Eek (2000). "Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources." American Journal of Botany **87**(3): 402-411.
- Sacco, D., C. Cremon, et al. (2012). "Seasonal variation of soil physical properties under different water managements in irrigated rice." Soil and Tillage Research **118**(0): 22-31.
- Salako, F. K., S. Hauser, et al. (2001). "Improvement of the physical fertility of a degraded Alfisol with planted and natural fallows under humid tropical conditions." Soil Use and Management **17**(1): 41-47.
- Samuels, G. and H. Gandia-Diaz (1960). "Effect of potassium chloride and sulfate on pineapple yield and quality." J Agric Univ P R **44**(1): 16-20.
- Santa-Cecilia, L. V. C. B., V. H. P.; Prado, E. (2004). "Development of the pineapple mealybug *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell) (Hemiptera: Pseudococcidae) on two pineapple cultivars (Desenvolvimento de *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell) (Hemiptera:Pseudococcidae) em duas cultivares de abacaxi)." Ciencia e Agrotecnologia **28**(5): 1015-1020.
- Santisree, P., S. Nongmaithem, et al. (2011). "Tomato Root Penetration in Soil Requires a Coaction between Ethylene and Auxin Signaling." Plant Physiology **156**(3): 1424-1438.
- Saqib, M., J. Akhtar, et al. (2004). "Pot study on wheat growth in saline and waterlogged compacted soil: II. Root growth and leaf ionic relations." Soil and Tillage Research **77**(2): 179-187.
- Saradhulhat, P. and R. E. Paull (2007). "Pineapple organic acid metabolism and accumulation during fruit development." Scientia Horticulturae **112**(3): 297-303.
- SARAH, J. (1989). Pests damaging pineapple roots. International Symposium on the Culture of Subtropical and Tropical Fruits and Crops 275.
- Sarquis, J. I., W. R. Jordan, et al. (1991). "Ethylene evolution from maize (*Zea mays* L.) Seedling roots and shoots in response to mechanical impedance." Plant Physiology **96**(4): 1171-1177.
- Sasal, M. C., A. E. Andriulo, et al. (2006). "Soil porosity characteristics and water movement under zero tillage in silty soils in Argentinian Pampas." Soil and Tillage Research **87**(1): 9-18.
- Schenk, H. J. (2006). "Root competition: beyond resource depletion." Journal of Ecology **94**(4): 725-739.
- Schenk, H. J. and R. B. Jackson (2002). "Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems." Journal of Ecology **90**(3): 480-494.
- Schjonning, P. and I. K. Thomsen (2013). "Shallow tillage effects on soil properties for temperate-region hard-setting soils." Soil & Tillage Research **132**: 12-20.
- Schmidt, C. P. and R. K. Belford (1994). "Increasing the depth of soil disturbance increases yields of direct drilled wheat on the sandplain soils of Western Australia." Australian Journal of Experimental Agriculture **34**(6): 777-781.
- Schortemeyer, M., H. Šantručková, et al. (1997). "Relationship between root length density and soil microorganisms in the rhizospheres of white clover and perennial ryegrass 1." Communications in Soil Science and Plant Analysis **28**(19-20): 1675-1682.

- Scippa, G. S., D. Trupiano, et al. (2008). "Unravelling the response of poplar (*Populus nigra*) roots to mechanical stress imposed by bending." Plant Biosystems **142**(2): 401-413.
- Selamat, M. M. and M. Ramlah (1993). "The response of pineapple cv gandum to nitrogen, phosphorus, and potassium on peat soil in Malaysia." Acta Horticulturae **334**: 247-254.
- Sether, D. M., W. B. Borth, et al. (2010). "Spatial and Temporal Incidences of Pineapple mealybug wilt-associated viruses in Pineapple Planting Blocks." Plant Disease **94**(2): 196-200.
- Sether, D. M. and J. S. Hu (2001). "The impact of Pineapple mealybug wilt-associated virus-1 and reduced irrigation on pineapple yield." Australasian Plant Pathology **30**(1): 31-36.
- Sether, D. M. and J. S. Hu (2002). "Yield Impact and Spread of Pineapple mealybug wilt associated virus-2 and Mealybug Wilt of Pineapple in Hawaii." Plant Disease **86**(8): 867-874.
- Sether, D. M., A. V. Karasev, et al. (2001). "Differentiation, Distribution, and Elimination of Two Different Pineapple mealybug wilt-associated viruses Found in Pineapple." Plant Disease **85**(8): 856-864.
- SHARP, R. E. and W. J. DAVIES (1985). "Root Growth and Water Uptake by Maize Plants in Drying Soil." Journal of Experimental Botany **36**(9): 1441-1456.
- Sheldrake, A. R. and A. Narayanan (1979). "Growth, development and nutrient uptake in pigeonpeas (*Cajanus cajan*)." The Journal of Agricultural Science **92**(03): 513-526.
- Shipley, B. and T.-T. Vu (2002). "Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts." New Phytologist **153**(2): 359-364.
- Shiroma, M. (1972). "Air temperature in Okinawa and the vegetative growth of pineapple." Sci Bull Coll Agric Univ Ryukyus Okinawa.
- Silva, R. and C. Rosolem (2001). "Crescimento radicular de espécies utilizadas como cobertura decorrente da compactação do solo." Revista Brasileira de Ciencia do Solo **25**(2): 253-260.
- Sinclair, E. R., R. C. W. III., et al. (1993). "Pineapple pests and disorders - A book for pineapple farmers." Acta Horticulturae **334**: 455-458.
- Singh, D. B. and S. Vijai (2004). "Growth and development in pineapple var. Kew as influenced by nitrogen and phosphorus levels." Progressive Horticulture **36**(1): 44-50.
- Singh, H. P., H. C. Dass, et al. (1977). "Nitrogen requirement of pineapple under irrigated and rainfed conditions." Indian Journal of Horticulture **34**(4): 377-384.
- Sipes, B. S. (1997). "Pre-plant and post-plant pesticides for nematode control in pineapple." Acta Horticulturae **425**: 457-464.
- Sipes, B. S., E. P. Caswell-Chen, et al. (2005). Nematode parasites of pineapple. Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture (Ed.2). M. Luc, R. A. Sikora and J. Bridge. Wallingford, CABI Publishing: 709-731.
- Six, J., C. Feller, et al. (2002). "Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils-Effects of no-tillage." Agronomie **22**(7-8): 755-775.
- Smith, D. (1978). "Effects of symphyla on pineapples." Queensl Dpi Ref Note R40.
- Smith, S. and I. De Smet (2012). "Root system architecture: insights from Arabidopsis and cereal crops." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **367**(1595): 1441-1452.
- Soane, B. D. and C. v. Ouwerkerk (1994). Soil compaction problems in world agriculture, Elsevier Science Publishers, BV.
- Soler, A., J.-M. Gaude, et al. (2011). "Development and evaluation of a new method for sampling and monitoring the symphyliid population in pineapple." Pest Management Science **67**(9): 1169-1177.
- SOUTY, N. (1987). "Aspect mécanique de la croissance des racines. I. Mesure de la force de pénétration." Agronomie **7**: 623-630.
- Spironello, A., J. A. Quaggio, et al. (2004). "Pineapple yield and fruit quality effected by NPK fertilization in a tropical soil." Revista Brasileira de Fruticultura **26**(1): 155-159.
- Stirzaker, R. J., J. B. Passioura, et al. (1996). "Soil structure and plant growth: Impact of bulk density and biopores." Plant and Soil **185**(1): 151-162.
- Stirzaker, R. J. and I. White (1995). "Amelioration of soil compaction by a cover-crop for no-tillage lettuce production." Australian Journal of Agricultural Research **46**(3): 553-568.

- Strudley, M. W., T. R. Green, et al. (2008). "Tillage effects on soil hydraulic properties in space and time: State of the science." Soil and Tillage Research **99**(1): 4-48.
- Sturkie, D. G. and J. C. Grimes (1939). "Kudzu: its value and use in Alabama." Kudzu: its value and use in Alabama.
- Su, N. R. (1958). "The response of pineapples to the application of potassium chloride. I. Plant crop." Journal of the Agricultural Association of China **22**: 27-49.
- Su, Y.-H., Y.-B. Liu, et al. (2011). "Auxin–Cytokinin Interaction Regulates Meristem Development." Molecular Plant **4**(4): 616-625.
- Suding, K. N., S. Lavorel, et al. (2008). "Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants." Global Change Biology **14**(5): 1125-1140.
- Sugahara, K., Y. Ohwaki, et al. (2001). "Erosion control in pineapple fields on the island of Ishigaki." Japan Agricultural Research Quarterly **35**(2): 91-96.
- Swete Kelly, D. and D. P. Bartholomew (1993). Other disorders. Pineapple pests and disorders. R. H. Broadley, R. C. Wassman and E. Sinclair. Brisbane, Queensland Department of Primary Industries: 43-52.
- Taghavifar, H. and A. Mardani (2014). "Effect of velocity, wheel load and multipass on soil compaction." Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences **13**(1): 57-66.
- Tao, Z.-q., P. Sui, et al. (2013). "Subsoiling and Ridge Tillage Alleviate the High Temperature Stress in Spring Maize in the North China Plain." Journal of Integrative Agriculture **12**(12): 2179-2188.
- Tardieu, F. (1994). "Growth and functioning of roots and of root systems subjected to soil compaction. Towards a system with multiple signalling?" Soil and Tillage Research **30**(2-4): 217-243.
- Tay, T. H. (1972). "Comparative study of different types of fertilizer as sources of nitrogen, phosphorus and potassium in pineapple cultivation." Trop Agric (Trinidad) **49**(1): 51-59.
- Tay, T. H., Y. C. Wee, et al. (1968). "The nutritional requirements of pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr var. Singapore Spanish) on peat soil in Malaya. I. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium on yield, sugar and acid content of the fruit." Malay Agric J **46**(4): 458-468.
- Taylor, H. M. and G. S. Brar (1991). "Effect of soil compaction on root development." Soil and Tillage Research **19**(2–3): 111-119.
- TAYLOR, H. M. and L. F. RATLIFF (1969). "Root Elongation Rates of Cotton and Peanuts As A Function of Soil Strength and Soil Water Content." Soil Science **108**(2): 113-119.
- Teixeira, L. A. J., J. A. Quaggio, et al. (2011). "Potassium fertilization for pineapple: effects on soil chemical properties and plant nutrition." Revista Brasileira De Fruticultura **33**(2): 627-636.
- Tennant, D. (1976). "Root growth of wheat. I. Early patterns of multiplication and extension of wheat roots including effects of levels of nitrogen, phosphorus and potassium." Australian Journal of Agricultural Research **27**(2): 183-196.
- Tester, M. and P. Langridge (2010). "Breeding Technologies to Increase Crop Production in a Changing World." Science **327**(5967): 818-822.
- Thaler, P. and L. Pages (1999). "Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis." Plant and Soil **217**(1-2): 151-157.
- Thorup-Kristensen, K. (1993). "Root Development of Nitrogen Catch Crops and of a Succeeding Crop of Broccoli." Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science **43**(1): 58-64.
- Thorup-Kristensen, K. (2001). "Are differences in root growth of nitrogen catch crops important for their ability to reduce soil nitrate-N content, and how can this be measured?" Plant and Soil **230**(2): 185-195.
- Tian, G., S. Hauser, et al. (2001). Pueraria Cover Crop Fallow Systems: Benefits and Applicability. Sustaining Soil Fertility in West Africa. G. Tian, F. Ishida and D. Keatinge, Soil Science Society of America and American Society of Agronomy: 137-155.
- Tilman, D. (1988). Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. (MPB-26), Princeton University Press.
- Tisseau, M. A. and R. Tisseau (1971). "Potassium application to pineapples after floral differentiation-preliminary notes." Fruits **26**(12): 823-829.

- Torssell, B., J. Begg, et al. (1968). "Stand morphology of Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis*) : Seasonal growth and root development." Australian Journal of Experimental Agriculture **8**(34): 533-543.
- Touron, J., P. Fournier, et al. (2000). Manuel du Planteur d'ananas Bouteille en Guadeloupe, APAG, CIRAD, Chambre d'Agriculture, ODEADOM, Union Européenne.
- Tracy, S. R., C. R. Black, et al. (2011). "Soil compaction: a review of past and present techniques for investigating effects on root growth." Journal of the Science of Food and Agriculture **91**(9): 1528-1537.
- Triplett, G. B. and W. A. Dick (2008). "No-Tillage Crop Production: A Revolution in Agriculture! All rights reserved. No part of this periodical may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording, or any information storage and retrieval system, without permission in writing from the publisher." Agron. J. **100**(Supplement_3): S-153-S-165.
- Tubeileh, A., V. Groleau-Renaud, et al. (2003). "Effect of soil compaction on photosynthesis and carbon partitioning within a maize-soil system." Soil and Tillage Research **71**(2): 151-161.
- Unger, P. W. and T. C. Kaspar (1994). "Soil Compaction And Root Growth: A Review." Agron. J. **86**(5): 759-766.
- Unger, P. W. and M. F. Vigil (1998). "Cover crop effects on soil water relationships." Journal of Soil and Water Conservation **53**(3): 200-207.
- Upadhyaya, M., S. Hegde, et al. (1986). "Root-associated nitrogen fixation in finger millet."
- Uren, N. C. (2000). "Types, Amounts, and Possible Functions of Compounds Released into the Rhizosphere by Soil-Grown Plants." The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substance at the Soil-Plant Interface: Biochemistry and Organic Substance at the Soil-Plant Interface **80**: 19.
- Uriza, D. E. A., M. L. Rebolledo, et al. (1998). Nematodes and Symphalids Control in Pineapple with Rates of Ethoprop in Different Formulations (Abstract). Abstracts, 3rd International Pineapple Symposium, Pattaya, Thailand.
- Usha, A. and T. S. Chandra (1998). "Antinutrient Reduction and Enhancement in Protein, Starch, and Mineral Availability in Fermented Flour of Finger Millet (*Eleusine coracana*)." Journal of Agricultural and Food Chemistry **46**(7): 2578-2582.
- Vakali, C., J. G. Zaller, et al. (2011). "Reduced tillage effects on soil properties and growth of cereals and associated weeds under organic farming." Soil and Tillage Research **111**(2): 133-141.
- Valentine, T. A., P. D. Hallett, et al. (2012). "Soil strength and macropore volume limit root elongation rates in many UK agricultural soils." Annals of Botany **110**(2): 259-270.
- Van Doren, D. M. and R. R. Allmaras (1978). Effect of Residue Management Practices on the Soil Physical Environment, Microclimate, and Plant Growth1. Crop Residue Management Systems. W. R. Oschwald, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America: 49-83.
- Vančura, V., Z. Přikryl, et al. (1977). "Some quantitative aspects of root exudation." Ecological Bulletins: 381-386.
- Vaníček, V. (1973). "The soil-protective role of specially-shaped plant roots." Biological Conservation **5**(3): 175-180.
- Veen, B. W. and F. R. Boone (1990). "The influence of mechanical resistance and soil water on the growth of seminal roots of maize." Soil and Tillage Research **16**(1-2): 219-226.
- Veloso, C. A. C., A. H. L. Oeiras, et al. (2001). "Resposta do abacaxizeiro a adicao de nitrogenio, potassio e calcario em Latossolo Amarelo do nordeste paraense (Response of pineapple to nitrogen, potassium and limestone in a yellow latosol in Brazil)." Revista Brasileira de Fruticultura **23**(2): 396- 402.
- Violle, C., M. L. Navas, et al. (2007). "Let the concept of trait be functional!" Oikos **116**(5): 882-892.
- Vogel, H. (1994). "The Effect of Tillage on Topsoil Temperature and Strength in Coarse-grained Sands with Special Reference to a Tied Ridging System." Experimental Agriculture **30**(01): 57-66.
- Vries, F. P. d. (1989). Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops, Int. Rice Res. Inst.
- Waisel, Y., A. Eshel, et al. (2002). Plant roots: the hidden half, Marcel Dekker.

- Wan, Y. E.-S., S A (1999). "Runoff and soil erosion as affected by plastic mulch in a Hawaiian pineapple field." Soil and Tillage Research **52**(1-2): 29-35.
- Wang, K.-H., B. Sipes, et al. (2002). "Crotalaria as a cover crop for nematode management: A review." Nematropica **32**(1): 35-57.
- Wang, K. H., B. S. Sipes, et al. (2001). "Suppression of *Rotylenchulus reniformis* by *Crotalaria juncea*, *Brassica napus*, and *Tagetes erecta*." Nematropica **31**(2): 235-249.
- Waterhouse, J. S. (1969). "An evaluation of a new predaceous centipede *Lamycetes* sp., on the garden symphytan *Scutigera immaculata*." The Canadian Entomologist **101**(10): 1081-1083.
- Weihong, D. D. L. Y. L. and L. Y. G. Xiaoling (2008). "Situation of World Pineapple Production and Trade in Recent Decade [J]." Chinese Journal of Tropical Agriculture **2**: 017.
- Weil, G. C. R. R. (2012). "Penetration of cover crop roots through compacted." from <http://www.enst.umd.edu/files/weil/ChenWeil2009%20Cover%20crop%20roots.pdf>.
- Weinert, T. L., W. L. Pan, et al. (2002). "Nitrogen Recycling by Nonleguminous Winter Cover Crops to Reduce Leaching in Potato Rotations This research was partially supported by the College of Agriculture and Home Economics, Washington State University and the Washington State Potato Commission. Departmental Paper no. 0109-07. Project 0203." Agron. J. **94**(2): 365-372.
- Weisskopf, P., Zihlmann, U., Wiermann, C., Horn, R., Anken, T., Diserens, E (2000). "Influence of conventional and onland-ploughing on soil structure." Horn, R., van den Akker, J.J.H., Arvidsson, J. (Eds.), Subsoil Compaction: Advances in Geoecology **32**: 73-81.
- Whalley, W. R., L. J. Clark, et al. (2006). "Does soil strength play a role in wheat yield losses caused by soil drying?" Plant and Soil **280**(1-2): 279-290.
- Whiteley, G. M. and A. R. Dexter (1982). "Root development and growth of oilseed, wheat and pea crops on tilled and non-tilled soil." Soil and Tillage Research **2**(4): 379-393.
- Wiersum, L. K. (1957). "The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots." Plant and Soil **9**(1): 75-85.
- Williams, S. M. and R. R. Weil (2004). "Crop cover root channels may alleviate soil compaction effects on soybean crop." Soil Science Society of America Journal **68**(4): 1403-1409.
- Wilson, P. J., K. E. N. Thompson, et al. (1999). "Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies." New Phytologist **143**(1): 155-162.
- Wolverton, C., H. Ishikawa, et al. (2002). "The kinetics of root gravitropism: dual motors and sensors." Journal of Plant Growth Regulation **21**(2): 102-112.
- Wood, S., K. Sebastian, et al. (2000). "Pilot Analysis of Global Ecosystems: Agroecosystems. International Food Policy Research Institute and World Resources Institute, Washington, DC." Washington, DC, 110pp.
- Wooding, R. A. (1968). "Steady Infiltration from a Shallow Circular Pond." Water Resources Research **4**(6): 1259-1273.
- Wright, S. D. and K. D. M. McConnaughay (2002). "Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny." Plant Species Biology **17**(2-3): 119-131.
- Yunusa, I. A. M. and P. J. Newton (2003). "Plants for amelioration of subsoil constraints and hydrological control: the primer-plant concept." Plant and Soil **257**(2): 261-281.
- Yvan, C., S. Stéphane, et al. (2012). "Role of earthworms in regenerating soil structure after compaction in reduced tillage systems." Soil Biology and Biochemistry **55**(0): 93-103.
- Zhang, J. and D. Bartholomew (1995). Effect of plant population density on growth and dry-matter partitioning of pineapple. II International Pineapple Symposium 425.
- Zhang, J., E. Malezieux, et al. (1997). "ALOHA-Pineapple v.2.1: a computer model to predict the growth, development and yield of pineapple." Acta Horticulturae **425**: 287-296.
- Zhang, Z.-Y., Q.-L. Wang, et al. (2009). "Effects of Potassium Deficiency on Root Growth of Cotton Seedlings and Its Physiological Mechanisms." Acta Agronomica Sinica **35**(4): 718-723.
- Zhu, J., D. P. Bartholomew, et al. (2005). "Photosynthetic gas exchange and water relations during drought in 'Smooth Cayenne' pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.) grown under ambient and elevated CO₂ and three day/night temperatures." Proceedings of the 14th International Pineapple Symposium. A. R. Martinez: 161-173.

- Zhu, J., P. A. Ingram, et al. (2011). "From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture." Current Opinion in Plant Biology **14**(3): 310-317.
- Zibilske, L. and D. Makus (2009). "Black oat cover crop management effects on soil temperature and biological properties on a Mollisol in Texas, USA." Geoderma **149**(3): 379-385.

Annexes

Annexe 1. Itinéraire technique de la culture de l'ananas (p190)

Annexe 2. La maladie du 'wilt' (p193)

Annexe 1. Itinéraire technique de la culture de l'ananas

La plantation de l'ananas

Nous avons utilisé un dispositif de plantation en double ligne. Les plants sont distants de 30 cm sur la ligne et, les deux lignes d'une rangée sont distantes de 30 cm. Les inter-rangs mesurent 90 cm. Cet agencement permet d'atteindre une densité de 55 500 plants par hectare. Les plants sont disposés en quinconce pour une meilleure exploitation des ressources du sol et de l'espace.

Pour les modalités AI et AST, la trouaison est réalisée à l'aide d'un coutelas. C'est l'outil généralement utilisé pour la plantation de l'ananas en Guadeloupe. La lame est enfoncée dans le sol, puis la base du plant est introduite progressivement dans le trou réalisé tandis que la lame est extraite. La profondeur de plantation varie de 5 à 10 cm en fonction de la morphologie de la base des plants.

Pour la modalité ASD, la dureté du sol ne permet pas l'utilisation du coutelas. La trouaison est donc réalisée à l'aide d'une pioche (extrémité plate). La pioche est enfoncée dans le sol et la base du plant est introduite progressivement dans le trou réalisé tandis que la pioche en est extraite. On respecte la même profondeur de plantation que pour les modalités AI et AST.

Il faut noter que la plantation est réalisée à plat pour la modalité ASD alors que des billons ont été préalablement réalisés pour AST (en juin 2010) et AI (en mai 2012).

Les rangées sont orientées suivant le sens de la longueur des parcelles. Chaque parcelle élémentaire comprend 8 rangées (soit 16 lignes), pour 1500 plants en moyenne. Les deux rangées extrêmes de chaque parcelle élémentaire, ainsi que les plants situés à moins de 5 mètres du premier plant d'une ligne, ne sont pas observés. Cela revient à considérer une population d'échantillonnage de 1000 individus par parcelle élémentaire.

La conduite des parcelles

En relation avec le temps limité imparti à notre étude (durée totale de la thèse), nous avons choisi de conduire la culture sur un cycle de 12 mois entre la plantation et la récolte du fruit (cela correspond à un cycle végétatif de sept mois environ). Cette durée est relativement courte comparée aux pratiques des agriculteurs pour ce cultivar, avec des longueurs de cycle généralement observées qui vont de 17 à 24 mois. Néanmoins, nous pensons que la durée impartie à la croissance végétative (7 mois) est suffisante pour permettre de voir si les traitements testés ont des effets sur la croissance du plant. De plus, la fin de ce délai de sept mois coïncide avec une période favorable au processus d'induction florale naturelle pour l'ananas : la diminution des températures moyennes (de décembre à février) et de la longueur des jours (au cours du mois de décembre) sont des facteurs de déclenchement du processus de floraison (Py, Lacoëuilhe et al. 1991; Bartholomew, Malezieux et al. 2003).

Les soins apportés à la culture sont destinés à favoriser l'installation, le développement et la croissance des racines et de la tige. La protection contre les parasites telluriques et la fertilisation en sont les principaux composants.

La protection antiparasitaire

La pression parasitaire est très forte dans notre zone d'étude. De ce fait, la protection phytosanitaire est primordiale pour l'enracinement et conditionne la croissance et le développement de la plante (Sinclair, III. et al. 1993). Les symphyles, myriapodes des genres *Scutigerella spp.* et *Hanseniella sp.*, sont les principaux responsables de dommages pouvant fortement affecter la croissance des racines et, par conséquent, la croissance et le développement de la culture (Murray and Smith 1983; SARAH 1989; Kehe, Gnonhouri et al. 1997).

Il est probable que les modalités testées peuvent avoir des effets sur les populations de symphyles. En effet, ceux-ci sont incapables de percer le sol pour se déplacer. Ils empruntent donc des réseaux de galeries préexistantes d'origine biologique ou instaurés par le travail mécanique du sol. La structure du sol conditionne donc leur mobilité et leur développement et, un sol non travaillé mécaniquement, comme le traitement ASD, peut de ce fait se révéler défavorable (Peachey, Moldenke et al. 2002).

Toutefois, ayant préféré focaliser notre étude sur le comportement des racines en lien avec la structuration du sol, cette situation nous met dans l'obligation de prévenir tout élément hors structuration pouvant avoir un impact sur leur développement et leur croissance. C'est pour cette raison qu'un traitement pour lutter contre les symphyles a été appliqué la semaine suivant la plantation, puis deux mois après, de manière préventive. La matière active utilisée (chlorpyrifos-éthyl à 5%) à raison de 0.5 g par plant sous forme de granulé, est un insecticide indiqué en traitement général du sol (<http://e-phy.agriculture.gouv.fr/mata/237.htm>). Suivant la législation actuelle, il n'existe pas de spécialité pharmaceutique homologuée pour lutter contre les symphyles de l'ananas.

La fumure

L'azote, le potassium et le phosphore dans une moindre mesure, sont les principaux éléments préconisés dans les plans de fertilisation de l'ananas. Nous avons utilisé un plan de fumure conventionnel pour la production de fruit, basé sur un apport fractionné de NPK sous forme liquide (Touron, Fournier et al. 2000). Les quantités totales apportées au cours du cycle végétatif (*tableau 20*), sont de 6.76 g d'N, 15.8 g de K, 0.98 g de P et 0.59 de Mg par plant. Les quantités apportées par plant sont inférieures aux recommandations (8g d'N et 16g de K) en raison d'un cycle végétatif plus court (7 mois au lieu de 10 mois). Les traitements de fertilisation sont effectués par pulvérisation sur le feuillage à raison de 50 ml de solution par plant, à intervalle de 3 semaines en moyenne.

FICHE PARCELLAIRE

Parcelle	Chataigner	Surface	0,3375	Date de plantation	04-06-2012
Nb plants	13500	Variété	Bouteille	antécédent cultural Stylo et graminée	

<i>Fumure</i>								<i>Observations</i>
<i>Date</i>	<i>Type d'engrais</i>	<i>Qté</i>	<i>N</i>	<i>P2O5</i>	<i>K2O</i>	<i>MgO</i>	<i>CaO</i>	
18/06/2012	F	15	1,95	0,00	6,75	0,00	0,00	
02/07/2012	I	15	2,85	0,75	4,05	0,45	0,00	
23/07/2012	I	50	9,50	2,50	13,50	1,50	0,00	
13/08/2012	I	50	9,50	2,50	13,50	1,50	0,00	
20/09/2012	I	50	9,50	2,50	13,50	1,50	0,00	
08/10/2012	I	50	9,50	2,50	13,50	1,50	0,00	
29/10/2012	I	50	9,50	2,50	13,50	1,50	0,00	
16/11/2012	F	75	9,75	0,00	33,75	0,00	0,00	
30/11/2012	F	75	9,75	0,00	33,75	0,00	0,00	
14/12/2012	F	75	9,75	0,00	33,75	0,00	0,00	
27/12/2012	F	75	9,75	0,00	33,75	0,00	0,00	
		besoin/pl	8,00	2,00	16,00	3,00	5,00	
		Qté/pl	6,76	0,98	15,80	0,59	0,00	

Tableau 20 : Plan de fertilisation des parcelles. Type d'engrais, I = 14-4-32+4, F = KNO₃ (13% d'N et 45% de K₂O). Fertilisation amenée sous forme liquide en pulvérisation sur le feuillage à raison de 50ml de solution par pied.

La lutte contre les adventices.

La lutte contre les mauvaises herbes a été pratiquée selon l'état d'enherbement des parcelles. Des traitements herbicides entre les rangs (glufosinate-ammonium à 150 g/l de matière active, à raison de 5 litres de produit commercial par hectare), et des sarclages manuels sur les rangs ont été réalisés. Les parcelles ASD et AST ont fait l'objet de 3 traitements herbicides contre 5 traitements pour la parcelle AI au cours de la phase de croissance.

Annexe 2. La maladie du 'wilt'

Comme nous l'avons précisé précédemment, la culture de l'ananas est affectée par de nombreux parasites qui ont des effets dépressifs sur le développement et la productivité des plants. Les nématodes (Caswell and Apt 1989), les symphytes (Kehe, Gnonhouri et al. 1997; Soler, Gaude et al. 2011) et les cochenilles (Santa-Cecilia 2004) sont les plus importants dans notre zone de production.

De plus, un Clostérovirus infectant les plants est largement répandu chez la plupart des cultivars (Perez, Sether et al. 2006). En présence de cochenilles du genre *Dysmicoccus*, ils forment un complexe qui est à l'origine de la manifestation de symptômes de flétrissement des plants (il s'agit du 'wilt', ou du « pineapple mealybug wilt-associated viruses (PMWaVs) » pour désigner la maladie), avec des incidences fortes sur le développement et le rendement en fruits (Hu, Sether et al. 2005; Sether, Borth et al. 2010). La survenance des symptômes et leur intensité sont fortement liées aux conditions environnementales : stress de plantation, stress hydrique, parasitisme tellurique...(Py, Lacoëuilhe et al. 1991). Les plants atteints peuvent ne manifester les symptômes qu'après la plantation, ce qui rend difficile un tri du matériel. L'absence d'émission de racines est un des symptômes de la maladie (German, Ullman et al. 1992).